



© Pink Floyd - The Dark Side of the Moon

DISSERTATION

GRUNDLAGEN DER PRISMENADAPTATION BEIM MENSCHEN

KLAUDIA POCHOPHEN

UNIVERSITÄT BREMEN

Universität
Bremen



Abteilung für
Human-
Neurobiologie

Grundlagen der Prismenadaptation beim Menschen

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades
Doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt dem Fachbereich 2 (Biologie/Chemie)
der Universität Bremen

von
M.Sc. Klaudia Pochopien

Bremen 21.12.2016

Erstgutachter: Prof. Dr. Manfred Fahle

Zweitgutachter: Prof. Dr. Michael Koch

Für meinen geliebten Schatz André,

meine liebe Familie

und mein kleines Blauauge Baby

PUBLIKATIONEN

LISTE DER PUBLIKATIONEN

Unter meiner Mitwirkung sind folgende wissenschaftliche Artikel, Abstracts und Poster entstanden. Die der kumulativen Dissertation zugrunde liegenden Manuskripte sind mit einem Symbol (*) gekennzeichnet.

VERÖFFENTLICHT IN REFERIERTEN ZEITSCHRIFTEN

(*) **Pochopien, K.** & Fahle, M. (2015). How to get the full prism effect. *i-Perception*, 6(4), 1-15.

(*) **Pochopien, K.**, Spang, K., Stemmler, T., & Fahle, M. (submitted). Why the immediate correction effect disappears in the dark.

(*) **Pochopien, K.** & Fahle, M. (submitted). Influence of visual adaptation on acoustical space.

VERÖFFENTLICHTE ABSTRACTS

Pochopien, K., Stemmler, T., Spang, K., Nguelefack, A., & Fahle, M. (2013). Non-linear extrapersonal space: An additional twist in prism adaptation. *Perception*, 42, ECVF Abstract Suppl, 48.

POSTER

Pochopien, K., Stemmler, T., Spang, K., Nguelefack, A., & Fahle, M. (2013). Non-linear extrapersonal space: An additional twist in prism adaptation. 36th ECVF, Bremen (Germany).

INHALTSVERZEICHNIS

ZUSAMMENFASSUNG	1
ABSTRACT	7
THEORETISCHER HINTERGRUND	13
1. Plastizität, Lernen, Adaptation	15
1.1 Plastizität	15
1.2 Lernen (allgemein)	15
1.3 Perzeptuelles Lernen	15
1.4 Motorisches Lernen	16
1.5 Adaptation (allgemein)	16
1.6 Motorische Adaptation	16
1.7 Perzeptuelle Adaptation	16
2. Prismenadaptation	17
2.1 Das Phänomen Prismenadaptation	17
2.2 Rekalibrierung	19
2.3 Realignment	20
2.4 Haltungskorrektur	20
3. Adaptive Komponenten	20
3.1 Visuelles Geradeaus	21
3.2 Propriozeptives Geradeaus	22
3.3 Totales Geradeaus	22
3.4 Geradeaus des Kopfes	23
3.5 Inter manueller Transfer	24
3.6 Nicht-propriozeptives auditorisches Geradeaus	24
3.7 Propriozeptives auditorisches Geradeaus	24
4. Sensorisches Feedback	25
4.1 Frühes visuelles Feedback	25
4.2 Spätes visuelles Feedback	26
4.3 Kein Feedback	26
5. Sensomotorisches System	27
6. Auge-Hand Koordination	28
7. Beteiligte Gehirnnareale	29
ZUSAMMENFASSUNG DER STUDIEN	31
8. Zusammenfassung Studie 1	33
9. Zusammenfassung Studie 2	34
10. Zusammenfassung Studie 3	37

MANUSKRIPT 1	41
11. How to get the full prism effect	43
11.1 Abstract	43
11.2 Introduction	43
11.2.1 Aim of the study	44
11.3 Methods	45
11.3.1 Ethical statement	45
11.3.2 Participants	45
11.3.3 Experiment 1: Adaptation in dark versus adaptation in light	45
11.3.3.1 Experimental set-up	45
11.3.3.2 Procedure	46
11.3.4 Experiment 2: Shielded versus unshielded prisms	48
11.3.4.1 Experimental set-up	48
11.3.4.2 Procedure	48
11.3.5 Analysis	48
11.4 Results	48
11.4.1 Experiment 1: Adaptation in dark versus adaptation in light	48
11.4.2 Experiment 2: Shielded versus unshielded prisms	51
11.5 Discussion	52
MANUSKRIPT 2	55
12. On the mechanics of immediate corrections and aftereffects in prism adaptation	57
12.1 Abstract	57
12.2 Introduction	58
12.3 Methods	59
12.3.1 Ethical statement	59
12.3.2 Participants	59
12.3.3 Experiment 1: Pointing versus throwing	60
12.3.3.1 Experimental set-up for pointing	60
12.3.3.2 Procedure for pointing	61
12.3.3.3 Experimental set-up & procedure for throwing	62
12.3.4 Set-up & procedure for Experiment 2: Central versus rotated chair in the dark	63
12.3.4.1 Experimental set-up	63
12.3.4.2 Procedure	64
12.3.5 Set-up & procedure for Experiment 3: Light versus dark condition	65

12.3.5.1	Experimental set-up & procedure	65
12.3.6	Analysis	65
12.3.6.1	Data analysis pointing	65
12.3.6.2	Data analysis throwing	65
12.4	Results	66
12.4.1	Experiment 1: Pointing versus throwing	66
12.4.2	Experiment 2: Central versus rotated chair in the dark	68
12.4.2.1	Direct effect: Central versus rotated chair position	68
12.4.2.2	Aftereffect: Central versus rotated chair position	69
12.4.2.3	Adaptive components: Central versus rotated chair position	69
12.4.3	Experiment 3: Light versus dark condition	70
12.4.3.1	Direct effect	70
12.4.3.2	Aftereffect	72
12.4.3.3	Visual straight ahead	72
12.5	Discussion	73
12.5.1	Test of hypothesis: No head rotation in the dark	73
12.5.2	Effect of body rotation	75
12.5.3	Conclusion	75
12.6	Supplementary material	76
12.6.1	Experiment 1: Pointing versus throwing	76
12.6.2	Experiment 2: Central versus rotated chair in the dark	78
12.6.3	Experiment 3: Light versus dark condition	81
MANUSKRIFT 3		85
13.	Influence of visual prism adaptation on acoustic space	87
13.1	Abstract	87
13.2	Introduction	87
13.3	Methods	88
13.3.1	Ethical statement	88
13.3.2	Participants	89
13.3.3	Experiment 1: Auditory localization during adaptation in the dark	89
13.3.3.1	Experimental set-up	89
13.3.3.2	Procedure	91
13.3.4	Experiment 2: Auditory localization during adaptation in the light	93

13.3.4.1	Experimental set-up & procedure	93
13.3.5	Experiment 3: Auditory localization during adaptation in the light	93
13.3.5.1	Experimental set-up	93
13.3.5.2	Procedure	94
13.3.6	Analysis	95
13.4	Results	95
13.4.1	Experiment 1: Auditory localization during adaptation in the dark	95
13.4.1.1	Direct effect & aftereffect	95
13.4.1.2	Adaptive components	96
13.4.2	Experiment 2: Auditory localization during adaptation in the light	98
13.4.2.1	Direct effect & aftereffect	98
13.4.2.2	Adaptive components	98
13.4.2.3	Dark condition versus light condition	99
13.4.2.3.1	Direct effect & aftereffect	99
13.4.2.3.2	Adaptive components	99
13.4.3	Experiment 3: Auditory localization during adaptation in the light	99
13.4.3.1	Direct effect & aftereffect	99
13.4.3.2	Adaptive components	100
13.4.3.3	Seven degrees versus four degrees	101
13.5	Discussion	101
13.6	Supplementary material	103
13.6.1	Experiment 1: Auditory localization during adaptation in the dark	103
13.6.2	Experiment 2: Auditory localization during adaptation in the light	106
13.6.3	Experiment 3: Auditory localization during adaptation in the light	110
LITERATURVERZEICHNIS		115
ANHANG		123
A.	Abkürzungsverzeichnis	125
B.	Physikalische Einheiten	126
C.	Danksagung	127
D.	Eigenständigkeitserklärung	129

ZUSAMMENFASSUNG

Das sensomototische System ist essentiell für die Interaktion eines Organismus mit der Umgebung. Um dies bewerkstelligen zu können ist es unerlässlich, Informationen unterschiedlicher sensorischer Systeme, wie zum Beispiel Informationen des visuellen Systems, die die Position sowohl des gewünschten Objektes als auch des Arms verraten, mit den propriozeptiven Informationen des motorischen Systems zu verbinden. Dadurch wird ein korrekter Bewegungsplan entworfen (Baraduc & Wolpert, 2002). Generell stimmen bei einer zielgerichteten Zeige-/Wurfbewegung die Informationen von visuellem und propriozeptivem System überein. Eine Zeigebewegung beziehungsweise ein Wurf auf ein Objekt erfolgt demnach ohne Probleme (Kitazawa, Kohno, & Uka, 1995). Jedoch verändert das Schauen durch eine Prismenbrille die Stellung der Augen relativ zum Kopf. Die Folge davon ist, dass es zu einem initialen Zeige-/Wurffehler in Richtung des Versatzes der Prismenbrille kommt, das heißt, man zeigt/wirft am Objekt seitwärts vorbei (Efstathiou, 1969; Guan & Wade, 2000; Harris, 1963; Harris, 1965; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2006; Taub & Goldberg, 1973). Dies geschieht weil die räumlichen Koordinaten des visuellen und des propriozeptiven Systems nicht mehr übereinstimmen (Bornschlegl, Fahle, & Redding, 2012; Redding & Wallace, 1990; Redding & Wallace, 1993). Jedoch ist der Organismus in der Lage, schnell an die neuen Bedingungen, also an den durch Prismen induzierten Versatz zu adaptieren, um die vorherigen Bedingungen wiederherzustellen. Das bedeutet, dass die räumlichen Koordinaten schrittweise durch Zeigen/Werfen unter visuellem Feedback, wieder aneinander angeglichen werden können (Baraduc & Wolpert, 2002; Bornschlegl, Fahle, & Redding, 2012; Cohen, 1967; Efstathiou, 1969; Harris, 1963; Harris, 1965; Hay & Pick, 1966; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2006; Taub & Goldberg, 1973). Nach Absetzen der Prismenbrille kommt es zu einem erneuten Zeige-/Wurffehler, in diesem Fall entgegen des prismatischen Versatzes (Cohen, 1967; Guan & Wade, 2000; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Taub & Goldberg, 1973). Dieser kann wiederum unter visuellem Feedback schnell reduziert werden, indem die räumlichen Koordinaten erneut angeglichen werden.

Betrachtet man die Adaptation der Auge-Hand Koordination, genauer gesagt den Mechanismus der Prismenadaptation an sich, so scheint es auf den ersten Blick ein relativ simpler Prozess zu sein, der es erlaubt Fehler schnell zu korrigieren. Doch wirft man einen genaueren Blick auf die Prismenadaptation, so erkennt man schnell ein komplexes System, das dahinter steckt. Um dieses komplexe System besser zu verstehen wurden seit Helmholtz (1867) zahlreiche Studien zu diesem Thema durchgeführt. Doch trotz dieser Vielzahl an Studien und den dazu verwendeten Methoden wurden bis heute einige grundlegende Fragen nicht zufriedenstellend beantwortet. Dazu zählen 1) die nicht komplett verstandene unmittelbare Korrektur des Prismeneffekts („immediate correction effect“), sowie 2) die Frage, in wie weit diese mit der Körperrotation und/oder der unbewussten Kopf- und Augenposition zusammenhängt und 3)

die Frage, ob die Prismenadaptation einen Einfluss auf das auditorische System hat. Die hier vorliegende Dissertation beschäftigt sich mit diesen oben genannten nicht gelösten Fragen der Prismenadaptation.

Das erste Manuskript beschäftigt sich mit der unmittelbaren Korrektur des Prismeneffekts und der dahinterstehenden Frage, durch welche Einflüsse die unmittelbare Korrektur reduziert werden kann, sodass man einen vollständigen initialen Fehler (kompletten prismatischen Versatz der Prismen) erhält. Um dies zu untersuchen wurden in verschiedenen Experimenten rhythmische Zeigebewegungen auf ein zentrales Ziel durchgeführt. Dabei variierten in den einzelnen Experimenten die Lichtbedingungen (dunkel, hell), die Stuhlposition (zentral, rotiert) und die Prismenbrillen (rechts-, linksversetzend; mit oder ohne Sichtschutz). Rock, Goldberg und Mack (1966) schrieben dazu, dass es bestimmte Korrekturmechanismen gibt, die zu einer unmittelbaren Reduktion des initialen Fehlers führen. Dazu gehören sowohl Hinweisreize wie rechte Winkel oder auch parallele Wände, als auch Informationen über die Position oder Größe von Objekten innerhalb des Raumes. Diese Annahme konnte anhand des hier vorliegenden Manuskripts bestätigt werden. Es erwies sich, dass der direkte Effekt von unterschiedlichen Faktoren abhängt, wie der Beschaffenheit der Prismenbrillen, sowie die des Raumes, wie zum Beispiel von einem seitlich an der Prismenbrille angebrachten Sichtschutz oder den Lichtbedingungen, und schließlich von der Körper- und Raumorientierung und der Exzentrizität des Ziels.

Das zweite Manuskript beschäftigt sich mit der Frage, in wie weit die Rotation des Körpers und/oder die unbewusste Kopf- und Augenposition die unmittelbare Korrektur des Prismeneffekts beeinflussen. Dafür wurden mehrere Experimente zusammengestellt, bei denen rhythmischen Zeigebewegungen (Adaptation, Readaptation) auf ein zentrales Ziel beziehungsweise Intervalle (adaptiv, readaptiv; mit oder ohne aufgesetzte Prismenbrille, 2 Minuten lang im Raum umschauen) durchgeführt wurden; dabei variierten die Prismenbrillen (rechts-, linksversetzend) und die Stuhlpositionen (zentral, rotiert). Zusätzlich dazu wurden weitere adaptive Komponenten untersucht. Zu diesen zählten das subjektive Geradeaus des Kopfes, das subjektive visuelle Geradeaus (gemessen mit oder ohne Prismenbrille), das subjektive propriozeptive Geradeaus, der intermanuelle Transfer und auch das subjektive totale Geradeaus (Zeige-, Wurfbewegung). Die Ergebnisse zeigten, dass die unmittelbare Korrektur des prismatischen Effekts, wie im Vorfeld angenommen, von den Komponenten Körperrotation, und/oder der unbewussten Kopf- und Augenposition beeinflusst wird. Die hier genannten Haltungskorrekturen fallen im beleuchteten Raum größer aus, demnach kommt es zu einem höheren Korrektoreffekt und im Umkehrschluss zu einem geringeren direkten Effekt. Im dunklen Raum ist der Korrektoreffekt kleiner da die Korrektur der Haltung geringer ist, was bedeutet, dass der direkte Effekt höher ist und der Höhe des prismatischen Versatzes entspricht.

Das dritte Manuskript beschäftigt sich mit der Frage, wie sich eine visuelle Adaptation auf das auditorische System auswirkt beziehungsweise ob überhaupt eine Adaptation im auditorischen System auftritt oder ob die gemessenen Effekte ausschließlich auf andere Einflüsse zurück zu führen sind. Um dies zu untersuchen wurden mehrere Experimente durchgeführt, in denen rhythmische Zeigebewegungen auf ein zentrales Ziel ausgeführt wurden. Dabei variierten sowohl die Lichtbedingungen (dunkel, hell), die Prismenbrillen (rechts-, linksversetzend), als auch der Abstand zwischen den verwendeten 7 Lautsprechern (7° , 4°). Zudem wurden adaptive Komponenten untersucht. Diese beinhalteten das subjektive Geradeaus des Kopfes, das subjektive visuelle Geradeaus, das subjektive propriozeptive Geradeaus, das subjektive nicht-propriozeptive auditorische Geradeaus und das subjektive propriozeptive auditorische Geradeaus. Die Ergebnisse der Experimente lassen den Schluss zu, dass die visuelle Adaptation einen Einfluss auf die wahrgenommene Richtung der akustischen Quelle hat. Jedoch kann dies damit zusammenhängen, dass sich die Kopfposition unbewusst verändert und/oder auch eine Adaptation im propriozeptiven System stattgefunden hat und somit diese Effekte fälschlicherweise der Adaptation des auditiven Systems zugeschrieben wird.

ABSTRACT

The sensory-motor system is crucial for the interaction of an organism with the environment. To be able to accomplish this interaction, it is essential to combine information from different sensory systems, for example information of the visual system, which betray information about the position of both the desired object as well as the arm, with proprioceptive information of the motor system. This combination is the basis for a correct motor command (Baraduc & Wolpert, 2002). Generally, in goal-driven pointing/throwing movements, information from the visual and the proprioceptive system normally correspond. Therefore, a pointing respectively throwing movement towards an object occurs without any problems (Kitazawa, Kohno, & Uka, 1995). But looking through prism glasses changes the position of the eyes relative to the head. This results in an initial pointing/throwing movement error in direction of the prismatic shift, the object is missed sideways (Efstathiou, 1969; Guan & Wade, 2000; Harris, 1963; Harris, 1965; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2006; Taub & Goldberg, 1973). This mismatch occurs because spatial coordinates of the visual and proprioceptive system no longer match (Bornschlegl, Fahle, & Redding, 2012; Redding & Wallace, 1990; Redding & Wallace, 1993). However, to restore the previous conditions, the organism is able to adapt to the new conditions, in this case to the prismatic shift. The spatial coordinates will be adjusted gradually, by pointing/throwing under visual feedback (Baraduc & Wolpert, 2002; Bornschlegl, Fahle, & Redding, 2012; Cohen, 1967; Efstathiou, 1969; Harris, 1963; Harris, 1965; Hay & Pick, 1966; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2006; Taub & Goldberg, 1973). After removing the prisms, again a point movement occurs, now opposite to the prismatic displacement (Cohen, 1967; Guan & Wade, 2000; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Taub & Goldberg, 1973). It can be reduced gradually under visual feedback, with the result that the spatial coordinates are adjusted again.

The adaptation of the eye-hand coordination, more specifically the prism adaptation, at the first glance seems to be a relative simple process, which allows a fast error correction. But a more detailed look shows a complex system. For a better understanding of this complex system, since Helmholtz (1867) a large number of studies have been conducted on this topic. But despite this variety of studies and their methods, until today some basic questions were not answered satisfactorily. These include 1) the not quite understood immediate correction effect, 2) the question to what extend it is connected with the body rotation and/or subconscious head- and eye position and 3) the question whether or not prism adaptation has an influence on the auditory system. The present dissertation deals with the aforementioned unsolved questions in prism adaptation.

The first manuscript deals with the immediate correction effect and the underlying question which factors may reduce the immediate correction effect, to achieve a complete initial error (complete prismatic shift). We investigated this question in different experiments where

rhythmic pointing movements were performed towards a central target. In the experiments, different conditions were varied, for example light conditions (dark, light), the chair position (central, rotated) and the prism glasses (right-, left-shifting; with or without side shields). Rock, Goldberg and Mack (1966) showed in their study that there are correction mechanisms, which lead to an immediate reduction of the initial error. These include clues like right angles in rooms or parallel walls, but also information about the position or size of objects within the room. This assumption was confirmed by the present manuscript. It could be shown that the direct effect depends on different factors, like the state of the prisms, as well as the state of the room, for example optical side shields of the prisms or the light conditions, as well as the orientation of the body and in the room, but also the eccentricity of the targets.

The second manuscript deals with the question to what extent the body rotation and/or the subconscious head and eye position changes affect the immediate correction effect. To investigate this question, several experiments have been compiled in which rhythmic pointing movements (adaptation, readaptation) towards the central target respectively intervals (adaptive, readaptive; looking with or without prism glasses within the room for 2 minutes) were performed, with variations of prism glasses (right-, left-shifting), and chair position (central, rotated). Moreover, further adaptive components were investigated. These were the subjective head straight ahead, the subjective visual straight ahead (with or without prisms), the subjective proprioceptive straight ahead, the intermanual transfer and the subjective total straight ahead (pointing movement or throwing movement). As previously assumed, the results indicated that the immediate correction effect is influenced by the components body rotation, and/or the subconscious head- and eye position. The changes in posture are larger in the bright laboratory; therefore the correction effect is larger with the result that the direct effect is smaller. However, in the dark the correction effect is smaller, because the body correction is smaller, which results in a higher direct effect corresponding to the full prism effect.

The third manuscript deals with the question how visual adaptation affects the auditory system. More specifically, we tested whether an adaptation takes place in the auditory system proper or whether any effect in auditory localization can be attributed to other influences. To investigate this, different experiments were accomplished in which rhythmic pointing movements towards a central target were performed, including conditions light (dark, light), different prism glasses (right-, left-shifting) as well as the varying distance between the 7 loudspeakers (7°, 4°). Moreover, adaptive components were measured. These include the subjective head straight ahead, the subjective visual straight ahead, the subjective proprioceptive straight ahead, the subjective non-proprioceptive auditory straight ahead, as well as the subjective proprioceptive auditory straight ahead. The results indicate that visual adaptation affects the perceived direction of the acoustical source. But this may be due to a subconscious head rotation and/or

adaptation in the proprioceptive system of the hand and thus the change in auditory localization was previously attributed wrongly to an adaptation in the auditory system.

THEORETISCHER HINTERGRUND

1. PLASTIZITÄT, LERNEN UND ADAPTATION

1.1 PLASTIZITÄT

Unter dem Begriff neuronale Plastizität, auch bekannt als Neuroplastizität, versteht man die Fähigkeit des zentralen Nervensystems, sich sowohl funktionell als auch anatomisch an ständig wechselnde Umweltbedingungen erfolgreich anzupassen (Fahle, 2006; Fahle, 2012). Dies ist somit die Grundlage von Lernprozessen und dient ausschließlich dem Zweck, das Verhalten eines Organismus individuell und bestmöglich an die ihm begegnenden Gegebenheiten anzupassen.

1.2 LERNEN (ALLGEMEIN)

Lernen beschreibt im Allgemeinen einen Prozess, der es erlaubt neue Fähigkeiten und Kenntnisse anhand von Erfahrung zu erwerben und somit das Verhalten von Organismen auf lange Sicht zu verändern (Strzysch & Weiß, 1998; Kiesel & Koch, 2012).

1.3 PERZEPTUELLES LERNEN

Unter perzeptuellem Lernen versteht man eine dauerhafte und beständige Veränderung der Wahrnehmungsleistung, hervorgerufen durch vorangegangene Erfahrung beziehungsweise durch Übung (Fahle, 2002; Fahle, 2004; Fahle, 2006). In der Regel führt eine solche Veränderung der Wahrnehmung zu ihrer Verbesserung (Fahle, 2006). Häufig ist die Verbesserung der Wahrnehmungsleistung, hervorgerufen durch perzeptuelles Lernen, eine spezifische Veränderung bei trainierten Wahrnehmungsaufgaben (Fahle, 2004; Fahle, 2005; Fahle, 2006). Das perzeptuelle Lernen wird dem impliziten oder prozeduralen Lernentyp zugeordnet (Fahle, 2004).

Über einen langen Zeitraum ging man davon aus, dass der primäre visuelle Cortex eines erwachsenen Menschen nicht mehr plastisch veränderbar sei. Die Annahme war, dass dieser als kortikale Filter- und Verarbeitungsstufe visueller Informationen fungiert und dass Veränderungen, kämen sie auf dieser Stufe vor, beträchtliche negative Auswirkungen haben könnten für zuvor erlernte Wahrnehmungsaufgaben. Plastische Veränderung war demnach ausschließlich in der frühen Entwicklungsphase, einer sogenannten „kritischen Phase“, in den primären sensorischen Cortizes möglich, während diese beim Erwachsenen auf einer nachgeschalteten Informationsverarbeitungsebene stattfinden sollte (Fahle, 2002; Fahle, 2006). Dies konnte jedoch anhand von Verhaltensexperimenten widerlegt werden (Fahle, 2006). Es zeigt sich, dass der primäre sensorische Cortex beteiligt ist am perzeptuellen Lernen, aber auch eine wichtige Rolle spielt bei „Top-down“-Einflüssen, da diese die Verarbeitung von Informationen möglicherweise dauerhaft verändern können (Fahle, 2005; Fahle, 2006).

1.4 MOTORISCHES LERNEN

Der Begriff motorisches Lernen beschreibt den Erwerb von Handlungsfähigkeiten durch das Erlernen von neuen motorischen Fertigkeiten - von Reflexkonditionierung bis hin zu komplexen Bewegungsabläufen. Man zählt das motorische Lernen, wie auch schon das perzeptuelle Lernen, zum impliziten oder prozeduralen Lernentyp. Ein Lernprozess findet daher unbewusst statt. Jedoch sollte motorisches Lernen nicht einzeln betrachtet werden, stattdessen sollte dies eher als sensomotorisches Lernen gesehen werden, da zwischen der Sensorik (sensorischen Informationen) und Motorik (Bewegungsausführung) immer eine enge Verbindung besteht. Würde dieses sensomotorische Feedback fehlen, so könnten keine gezielten Veränderungen im motorischen Verhalten stattfinden. Anhand der Aktivierungsmuster auf neuronaler Ebene lässt sich sagen, dass es kein lokalisiertes Zentrum für motorisches Lernen gibt. Angesprochen werden besonders die motorischen Zentren des Cortexes (Großhirnrinde), das heißt der primär-motorische Cortex (*M1*), das supplementär-motorische Areal (*SMA*) und der prämotorische Cortex (*PM*), sowie das Cerebellum (Kleinhirn) und die Basalganglien (Konczak, 2006).

1.5 ADAPTATION (ALLGEMEIN)

Im Allgemeinen beschreibt der Begriff Adaptation eine (kurzfristige) Anpassung eines Organismus an die jeweiligen neuen Gegebenheiten, die im Normalfall jedoch ohne langfristige Folgen bleibt (Strzysch & Weiß, 1997; Fehle, 2012; Bergmann, 2003). Unterteilt werden kann diese in motorische, perzeptuelle und sensorische Adaptation (Wischhusen, 2008).

1.6 MOTORISCHE ADAPTATION

Unter motorischer Adaptation versteht man eine kurzfristige Modifikation beziehungsweise Anpassung eines schon bestehenden Bewegungsmusters an veränderte (äußere) Gegebenheiten. Das führt dazu, dass durch adaptive Prozesse die Leistungsfähigkeit des motorischen Systems aufrecht gehalten wird. Dadurch ist die gewohnte Ausführung einer Bewegung trotz veränderter Gegebenheiten weiterhin ohne Weiteres möglich (Wischhusen, 2008).

1.7 PERZEPTUELLE ADAPTATION

Unter perzeptueller Adaptation versteht man eine Veränderung des subjektiven Wahrnehmungsinhalts (Wischhusen, 2008). Lebt man zum Beispiel in der Nähe einer Autobahn, so werden diese Geräusche nicht als störend empfunden, da sie ignoriert werden aufgrund dessen, dass man perzeptuell adaptiert hat. Eine Person die jedoch nicht perzeptuell adaptiert ist, empfindet diese Geräusche jedoch sehr wohl als störend.

2. PRISMENADAPTATION

2.1 DAS PHÄNOMEN PRISMENADAPTATION

Das Phänomen der Prismenadaptation wurde zum ersten Mal im 19. Jahrhundert von Hermann von Helmholtz (1867) untersucht und beschrieben (Fernández-Ruiz & Diaz, 1999). Gewöhnlich wird diese mit Hilfe einer sogenannten Prismenbrille untersucht (Baraduc & Wolpert, 2002). Die verwendeten Gläser bestehen aus je zwei keilförmigen Prismen, bei denen die Basis jeweils in die gleiche Richtung ausgerichtet ist. Bei Verwendung einer solchen Brille wird das Bild der Außenwelt in Richtung des Apex der Prismen verschoben. Dadurch werden die visuellen Informationen und demzufolge die Außenwelt, um einen bestimmten Winkelbetrag in horizontaler Richtung verschoben was bei einer Fixation eines Ziels nach Aufsetzen der Prismen zu einer Augenbewegung führt, während die propriozeptiven Informationen des Hand/Arm Systems hingegen unverändert bleiben (Baraduc & Wolpert, 2002; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Taub & Goldberg, 1973). Interagiert man zudem mit der Umwelt, sei es zum Beispiel durch das Ausführen einer zielgerichteten Bewegung in Richtung eines Objektes, so lässt sich unschwer erkennen, dass es dadurch zu einer Unstimmigkeit zwischen den visuellen und propriozeptiven Informationen kommt. Als Beispiel für diesen Effekt kann die Diskrepanz zwischen der gesehenen und gefühlten Armposition, die durch ein Nichtübereinstimmen der räumlichen Koordinaten von Auge und Hand hervorgerufen wird, herangezogen werden. Dies hat zur Folge, dass eine zielgerichtete Bewegung in Richtung des prismatischen Versatzes abweicht. Diese Diskrepanz wird gewöhnlich wahrgenommen und kann somit innerhalb kürzester Zeit aufgrund adaptiver Veränderungen reduziert werden (Baraduc & Wolpert, 2002; Bornschlegel, Fahle, & Redding, 2012; Hay & Pick, 1966; Redding & Wallace, 1990; Redding & Wallace, 1993; Redding & Wallace, 2006). In diesem Fall richten sich die betroffenen Systeme wieder neu aus, sie gleichen sich sozusagen wieder aneinander an, sodass diese wieder ohne Probleme funktionieren können (Hay & Pick, 1966).

Wird eine zielgerichtete Zeigebewegung ohne das Zutun einer Prismenbrille in Richtung eines Objektes ausgeführt, so ist man in der Lage problemlos auf das gewünschte Objekt zu zeigen (Baseline; Abbildung TH1a) (Kitazawa, Kohno, & Uka, 1995). Blickt man hingegen durch eine Prismenbrille mit einem Versatz zum Beispiel nach rechts und führt erstmals die gleiche zielgerichtete Zeigebewegung auf das Objekt aus, so weicht diese Bewegung rechts am Objekt vorbei ab und zwar in Richtung des prismatischen Versatzes (Abbildung TH1b) (Efstathiou, 1969; Guan & Wade, 2000; Harris, 1963; Harris, 1965; Hay & Pick, 1966; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2006; Taub & Goldberg, 1973). Diesen Effekt bezeichnet man als direkten Effekt oder auch als initialen Fehler (Bedford, 1995; Redding, Rossetti, & Wallace,

2005; Redding & Wallace, 1993). Die Größe des direkten Effekts ist nicht vorhersagbar anhand des prismatischen Versatzes, auch wenn die Abweichung in etwa proportional zur Stärke der Prismen ist. Daraus ergibt sich, dass der initiale Fehler (erste Zeigebewegung nach Aufsetzen der Prismenbrille) keine vollständige Abweichung aufweist (Redding, Rossetti, & Wallace, 2005). In der Regel liegt der direkte Effekt bei 40 bis 70 Prozent der Prismenstärke (Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2003; Redding & Wallace, 2004; Rock, Goldberg, & Mack, 1966). Aus diesem Grund kann man davon ausgehen, dass Korrekturmechanismen mit hineinspielen, die zuständig sind für eine unmittelbare Reduzierung des initialen Fehlers (Rock, Goldberg, & Mack, 1966). Rock, Goldberg und Mack (1966) sowie Pochopien und Fahle (2015) begründen dies damit, dass sowohl Informationen aus der Umgebung, wie zum Beispiel perspektivische Hinweisreize, wie rechte Winkel oder auch parallele Wände, als auch das Wissen über die Größe oder Position von Objekten innerhalb des Raumes, Korrekturmöglichkeiten bieten können. Der durch Prismen induzierte Zeigefehler kann wiederum graduell und durch wiederholte Bewegungen auf das Objekt reduziert werden, bis es wiederum möglich ist trotz Prismenbrille auf das Objekt zu zeigen. Es findet eine Anpassung an den Versatz statt, ausgelöst durch die Diskrepanz zwischen der gesehenen und gefühlten Armposition. Diese Anpassung wird auch als Adaptation bezeichnet (Abbildung TH1c). Dies geschieht jedoch nur, wenn man ein Feedback über Armposition während beziehungsweise am Ende einer Zeigebewegung bekommt (Baraduc & Wolpert, 2002; Cohen, 1967; Efstathiou, 1969; Guan & Wade, 2000; Harris, 1963; Harris, 1965; Hay & Pick, 1966; Pochopien & Fahle, 2015; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2006; Taub & Goldberg, 1973). Die erste zielgerichtete Zeigebewegung nach Absetzen der Prismenbrille resultiert hingegen erneut in einem Zeigefehler. Anders als bei der Adaptation geschieht dies entgegen des prismatischen Versatzes, sodass man in diesem Fall links am gewünschten Objekt vorbei zeigt (Cohen, 1967; Guan & Wade, 2000; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Taub & Goldberg, 1973). Diesen durch eine erneute Diskrepanz zwischen gesehenen und gefühlter Armposition entstandenen Effekt bezeichnet man als Nacheffekt (Abbildung TH1d) (Cohen, 1967; Fernández-Ruiz & Diaz, 1999; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 1993). Dieser fällt geringer aus als der direkte Effekt. Laut Fernández-Ruiz und Diaz (1999) kann eine Adaptation ausschließlich über den Nacheffekt gemessen werden, da dieser die Abweichung in Grad und die Stärke der Adaptation beschreibt. Eine durch den Realignmentprozess (Erklärung siehe Kapitel 2.3) hervorgerufene Adaptation ist beständig, demzufolge entspricht die Höhe des Nacheffekts nahezu der Höhe des Realignments. Der Grund dafür ist, dass nach Absetzen der Prismenbrille die bewusste Rekalibrierung verschwindet, während das unbewusste Realignment weiterhin vorhanden ist (Redding & Wallace, 1993; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005). Dies gilt jedoch nur solange man kein visuelles Feedback von einer erneuten Bewegung erhalten hat (erste Zeigebewegung). Durch wiederholtes Zeigen auf das Ziel kommt es zu einer sogenannten

Readaptation, durch die der Fehler erneut verringert wird, bis es wiederum möglich ist ohne Probleme auf das Objekt zu zeigen (Abbildung TH1e).

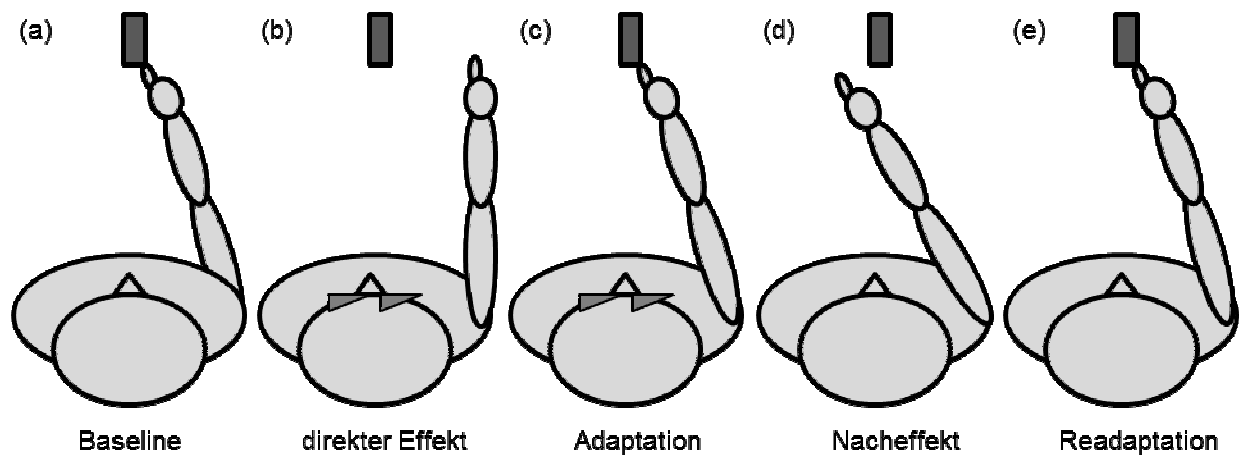


Abbildung TH1. Prismenadaptation (schematisch). Die Versuchsperson führt Zeigebewegungen auf ein zentrales Ziel unter visuellem Feedback durch. (a) Baseline: ohne Prismenbrille - Zeigebewegung auf das Objekt; (b) direkter Effekt: nach Aufsetzen der Prismenbrille - das Objekt wird in Richtung des prismatischen Versatzes verfehlt; (c) Adaptation: Reduzierung des Zeigefehlers durch Adaptation an den prismatischen Versatz; (d) Nacheffekt: nach Absetzen der Prismen - das Objekt wird entgegen des prismatischen Versatzes verfehlt; (e) Readaptation: Reduzierung des erneuten Zeigefehlers.

Auf den ersten Blick erscheint der Mechanismus der Prismenadaptation als ein relativ simpler Prozess. Doch bei näherer Betrachtung zeigt sich hingegen ein relativ komplexes System, welches verantwortlich ist für die Unstimmigkeiten zwischen den Koordinatensystemen des visuellen und des propriozeptiven Systems, aber auch für dessen Neuausrichtung, also für die erneute Übereinstimmung der Koordinatensysteme. Eine Anpassung der Koordinaten des motorischen Systems an die veränderten Koordinaten des visuellen Systems erfolgt (Bornschlegl, Fehle, & Redding, 2012; Fernández-Ruiz & Diaz, 1999; Redding & Wallace, 1990).

Im Folgenden werden die adaptiven Prozesse beschrieben, die für die Prismenadaptation von fundamentaler Bedeutung sind. Durch die Prismenadaptation werden drei voneinander unabhängige Adaptationsprozesse hervorgerufen: Rekalibrierung („strategic control“), Realignment („spatial realignment“), Haltungskorrektur („postural adjustment“) (Redding, Rossetti, & Wallace, 2005).

2.2 REKALIBRIERUNG

Rekalibrierung ist die erste Reaktion auf einen Bewegungsfehler. Es ist eine schnelle und bewusste Fehlerkorrektur, die die Auswahl, Modifikation und Lernen der Bewegungsplanung beinhaltet. Zum größten Teil besteht die Rekalibrierung aus einer sogenannten Feedforward-Kontrolle, einem vorausschauenden Prozess, indem Bewegungsfehler schnell erkannt und

korrigiert werden. Doch trotz dieser Kontrolle können Bewegungsfehler auftreten, diese werden jedoch schnell erkannt und korrigiert. Die Korrektur eines Bewegungsfehlers kann zum einen erfolgen, indem man Informationen/Wissen über vorherige Fehler nutzt, um die Zielposition im Bewegungsplan zu modifizieren oder zum anderen verfügbares visuelles Feedback nutzt, um einen Fehler zu reduzieren, dies kann jedoch nur bei einer ausreichenden Zeitspanne für die Korrektur erfolgen. Die Rekalibrierung ist ein gutes Beispiel für kognitives Lernen und zudem eine Art von assoziativem Lernen (Guan & Wade, 2000; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2006).

2.3 REALIGNMENT

Realignment tritt ein, wenn nach visuellem Feedback die erwartete Leistung durch den Feedforward-Bewegungsplan nicht mit der tatsächlichen Leistung übereinstimmt. Das bedeutet, dass eine Unstimmigkeit zwischen den Koordinatensystemen besteht. Dann müssen diese wieder in Übereinstimmung gebracht werden; dabei wird auch indirekt der aufgetretenen Bewegungsfehler reduziert. Es kommt zu einer graduellen Neuausrichtung. Die Genauigkeit der Zeigebewegungen wird durch Reduktion des Zeigefehlers verbessert. Anders als bei der Rekalibrierung ist das Realignment die zweite, langsame Reaktion auf einen Zeigefehler und zudem ein unbewusster Prozess. Dieser ist automatisch und verantwortlich für die Neuordnung der Koordinatensysteme. Realignment ist ein gutes Beispiel für perzeptuelles Lernen und zudem eine Art von nicht assoziativem Lernen (Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2006).

2.4 HALTUNGSKORREKTUR

Einen weiteren kompensatorischen Einfluss hat die Haltungskorrektur. Tritt eine Asymmetrie im sensomotorischen System, zum Beispiel durch das Tragen von Prismenbrillen auf, führt dies zu einer Veränderung zwischen der tatsächlichen und der gefühlten Körperhaltung beziehungsweise den einzelnen Körperteilen. Ein Beispiel dafür ist die, bedingt durch die Prismenbrille entstandene, Asymmetrie im visuellen Feld, durch die es zu einer Veränderung in der Kopf-Rumpf Orientierung kommt, was zur Folge hat, dass der direkte Effekt und somit auch der Zeigefehler reduziert wird (Redding, Rossetti, & Wallace, 2005).

3. ADAPTIVE KOMPONENTEN

Adaptation beeinflusst immer mehrere Systeme. Die Gewichtung, welches System mehr oder weniger beeinflusst wird ist jedoch von den vorherrschenden Bedingungen abhängig, die während der Adaptationsphase gegeben sind. Unterschiedliche Testverfahren wurden entwickelt, um zu untersuchen, ob das subjektive visuelle Geradeaus, das subjektive

propriozeptive Geradeaus oder subjektive totale Geradeaus von der Adaptation beeinflusst werden (Guan & Wade, 2000; Redding & Wallace, 1993). Diese siedeln sich jeweils nach der Baseline (Pretest), der Adaptation (erster Posttest) und der Readaptation (zweiter Posttest) an und werden ohne visuelles Feedback durchgeführt. Mit Hilfe dieser Testverfahren kann geschlossen werden, ob es eher zu einer visuellen (visuelles Geradeaus, VS), propriozeptiven (propriozeptives Geradeaus, PS) oder totalen, also gemischten Adaptation (totales Geradeaus, TS) kommt.

3.1 VISUELLES GERADEAUS

Eine Adaptation im visuellen System wird ausschließlich anhand retinaler und okulomotorischer Komponenten gemessen. In diesem Fall wird die Blickrichtung der Augen, also die Augenstellung, untersucht, um eine mögliche Adaptation von Kopf- und Augenstellung festzustellen.

Die Messung erfolgt in einem homogenen beziehungsweise abgedunkelten Raum, in dem man ein Objekt zentral der Nasenspitze ausrichtet (Redding, Clark, & Wallace 1985) beziehungsweise einen bewegten visuellen Stimulus darbietet, anhand dessen man bewerten muss, wann er sich zentral der Nasenspitze befindet (Redding & Wallace, 2004; Redding & Wallace, 2006; Redding & Wallace, 2008; Redding & Wallace; 2009).

Es ist eine Messmethode, die ausschließlich Veränderungen im Auge-Kopf System detektiert. Der Rumpf dient in diesem Fall als Referenz. Kommt es zu einer Adaptation im visuellen System so ist eine Adaptation in Richtung des prismatischen Versatzes zu beobachten (Redding, Clark, & Wallace, 1985; Redding & Wallace, 2004; Redding & Wallace, 2006; Redding & Wallace, 2008; Redding & Wallace, 2009).

Man kann diesen Effekt damit erklären, dass das scheinbar verschobene Ziel eine Veränderung der Augenposition (asymmetrische Augenposition) in eben dieselbe Richtung provoziert. Dies führt zu einer Adaptation der visuellen Wahrnehmung und der Propriozeption. Dadurch ändert sich die Position der Augen unbewusst in Richtung des prismatischen Versatzes, während die Propriozeption der Hand weiterhin unverändert an der tatsächlichen Position verbleibt (Bornschlegl, Fahle, & Redding, 2012; Pochopien & Fahle, 2015; Redding, Clark, & Wallace, 1985; Redding & Wallace, 1988; Redding & Wallace, 1990; Redding & Wallace, 1993). In diesem Fall wird jedoch die neue Position der Augen als geradeaus empfunden. Bewertet man nun die Position eines Stimulus, so weicht er in Richtung des prismatischen Versatzes ab.

3.2 PROPRIOZEPTIVES GERADEAUS

Für die Messung des propriozeptiven Geradeaus sind die Propriozeptoren, sowie motorische Befehle an die Armmuskulatur von Bedeutung. In diesem Fall wird untersucht, ob eine mögliche Adaptation im propriozeptiven System festzustellen ist.

Diese Messung beinhaltet ausschließlich blindgeführte Zeigebewegungen in Richtung des subjektiven Geradeaus (Medianlinie des Körpers) (Redding, Clark, & Wallace 1985; Redding & Wallace, 2004; Redding & Wallace, 2006; Redding & Wallace, 2008; Redding & Wallace, 2009).

Diese Messmethode ist empfindlich für Veränderungen im Hand-Kopf System. Auch hier dient der Kopf als Referenz. Kommt es zu einer propriozeptiven Adaptation des Hand/Arm Systems, resultiert dies in einem Nacheffekt und zwar entgegen des prismatischen Versatzes (Redding, Clark, & Wallace, 1985; Redding & Wallace, 2004; Redding & Wallace, 2008; Redding & Wallace, 2009).

Der Grund dafür ist relativ simpel, aufgrund der entstandenen Unstimmigkeit zwischen der gesehenen und gefühlten Position des Armes, hervorgerufen durch das Tragen von Prismen während der Adaptation, kommt es zu einem initialen Zeigefehler in Richtung des prismatischen Versatzes. Dieser Fehler wird wiederum reduziert. Dies führt zu einer Veränderung in der gefühlten Armposition (Bornschlegl, Fahle, & Redding, 2012; Pochopien & Fahle, 2015; Redding & Wallace, 1990; Redding & Wallace, 1993). Führt man nun eine blind geführte Bewegung auf die Medianlinie des Körpers aus, so weicht diese nun entgegen des prismatischen Versatzes ab.

3.3 TOTALES GERADEAUS

Das totale Geradeaus resultiert aus der Summe der einzelnen Komponenten (VS + PS). Dies kann direkt über das totale Geradeaus gemessen oder indirekt durch Berechnung des visuellen und propriozeptiven Geradeaus berechnet werden (Bornschlegl, Fahle, & Redding, 2012; Redding & Wallace, 1990; Redding & Wallace, 1993; Redding & Wallace, 2006).

Die Messung des subjektiven totalen Geradeaus besteht aus der Koordination sowohl des visuellen, als auch des propriozeptiven Systems (Redding, Clark, & Wallace, 1985).

Bei dieser Messung wird eine Zeigebewegung auf ein Ziel mit geöffneten Augen ausgeführt, jedoch ohne visuelles Feedback des Arms (Redding, Clark, & Wallace 1985; Redding & Wallace, 2004; Redding & Wallace, 2006; Redding & Wallace, 2008; Redding & Wallace, 2009).

Diese Messmethode ist empfindlich für jegliche Art von Veränderungen im Auge-Hand System. Beim subjektiven totalen Geradeaus ist die komplette Koordination von Auge und Hand involviert. Man nimmt an, dass ein Nacheffekt im visuellen und/oder propriozeptiven (adaptierten oder nicht-adaptierten) System vorkommt und zwar entgegen dem prismatischen Versatz (Redding, Clark, & Wallace 1985; Redding & Wallace, 2004; Redding & Wallace, 2006; Redding & Wallace, 2008; Redding & Wallace, 2009). Erklärung siehe propriozeptives Geradeaus.

Neben den schon genannten adaptiven Komponenten gibt es noch einige weitere Komponenten, in denen Adaptation stattfinden kann. Diese sind das subjektive Geradeaus des Kopfes (HS; Redding & Wallace, 2004), der intermanuelle Transfer (IT; Redding & Wallace, 2008; Redding & Wallace, 2009), das nicht-propriozeptive subjektive auditorische Geradeaus (AnP), sowie das propriozeptive subjektive auditorische Geradeaus (AP). Im Folgenden wird kurz auf diese Faktoren eingegangen.

3.4 GERADEAUS DES KOPFES

Die Messung des subjektiven Geradeaus des Kopfes wird in einem abgedunkelten Raum bei geschlossenen Augen durchgeführt. Man wird angewiesen den Kopf so auf den Schultern über die vertikale Achse zu rotieren, bis dieser gefühlt gerade auf den Schultern sitzt (Redding & Wallace, 2004).

Diese Messmethode ist empfindlich für Veränderungen im Kopf-Rumpf System. Hier dient der Rumpf als Referenz. Kommt es zu einer Adaptation so resultiert diese in einem Nacheffekt (Veränderung der Kopfposition relativ zum Rumpf) (Redding & Wallace, 2004) in Richtung der prismatischen Verschiebung.

Die Erklärung ist wie folgt: tritt eine Adaptation im subjektiven Geradeaus des Kopfes auf, so verändert sich die Wahrnehmung von Kopf zu Rumpf. Dies führt zu der typischen asymmetrischen Körperhaltung, da der Kopf um einen gewissen Winkelbetrag in Richtung des prismatischen Versatzes gedreht wird, während der Rumpf zentral ausgerichtet bleibt. Die Kopfdrehung ist unbewusst, man geht weiterhin davon aus, dass man zentral ausgerichtet ist weil die unbewusste Kopfdrehung nicht mit einbezogen wird (Harris, 1965). Aufgrund dessen, dass beim subjektiven visuellen Geradeaus, bedingt durch die Prismen, die Stellung der Augen asymmetrisch ist, das bedeutet in Richtung des prismatischen Versatzes verschoben ist (Redding, Clark, & Wallace, 1985, Redding & Wallace, 1988), kommt es zu der charakteristischen Kopfdrehung entstanden durch das Zentrieren der Augen im Kopf, um das Objekt wieder auf die Fovea zu legen.

Die Stärke der Kopfdrehung ist abhängig von den Rahmenbedingungen der Versuchsanordnung während der Adaptation. Bei fixiertem Kopf ist eine geringere Kopfrotation festzustellen als bei einem nicht fixierten Kopf. Diese Erkenntnis ist zu beachten, wenn man zusätzlich das subjektive visuelle Geradeaus mit betrachtet, da dieses dadurch mit beeinflusst wird (Harris, 1965; Redding & Wallace, 1988). Ist der Kopf frei beweglich, so wird die Nackenmuskulatur stärker als die Augenmuskulatur beansprucht. Dies führt zu einer geringeren visuellen Adaptation. Ist jedoch eine Fixierung des Kopfes gegeben, wird die Augenmuskulatur mehr als die Nackenmuskulatur beansprucht. Dies resultiert demnach in einer stärkeren visuellen Adaptation.

3.5 INTERMANUELLER TRANSFER

Die Messung des intermanuellen Transfers ist identisch mit der Messung des propriozeptiven Geradeaus, mit Ausnahme dessen, dass der nicht-adaptierte Arm verwendet wird. Diese Messmethode ist empfindlich für Veränderungen im Hand-Kopf System des nicht-adaptierten Arms. Ein Transfer auf den nicht-adaptierten Arm zeigt sich anhand eines Nacheffekts im nicht-adaptierten Arm. Dieser ist entgegen des prismatischen Versatzes gerichtet (Redding & Wallace, 2008; Redding & Wallace, 2009). Erklärung siehe propriozeptives Geradeaus.

3.6 NICHT-PROPRIOZEPTIVES AUDITORISCHES GERADEAUS

Richtungshörens kann verwendet werden, um eine Adaptation im auditorischen System festzustellen, ohne Zuhilfenahme von Sehen oder Zeigen.

Die Messung erfolgt in einem komplett abgedunkelten Raum, in dem nacheinander Geräuschquellen dargeboten werden, die an unterschiedlichen Positionen lokalisiert sind. Aufgabe ist es den Ursprung des Geräusches zu bewerten (links oder rechts vom subjektiven Zentrum).

Eine Adaptation im auditorischen System, kann anhand eines Nacheffekts in Gegenrichtung des prismatischen Versatzes gemessen werden. Eine mögliche Erklärung für diesen Effekt könnte sein, dass der Kopf aufgrund der Adaptation, mit der zum Beispiel rechtsversetzende Prismen, unbewusst zur rechten Seite hin versetzt wird, dadurch erreicht der Schall das linke Ohr früher und würde somit eher von links gehört werden. In diesem Fall handelt es sich um keine spezifisch auditorische Adaptation, sondern um Kopfdrehung.

Um diese Messung überhaupt möglich zu machen ist binaurales Hören essentiell. Befindet sich die Schallquelle nicht zentral zwischen beiden Ohren, so trifft der Schall zu unterschiedlichen Zeitpunkten auf die beiden Ohren. In diesem Fall wird das Ohr, das dem Schall zugewandt ist als erstes erreicht, da die Schallquelle hierbei eine kürzere Zeit benötigt, um auf das Ohr zu treffen. Dies wird als Laufzeitdifferenz bezeichnet. Eine weitere Lokalisierungsmöglichkeit ist die sogenannte Schalldruckdifferenz. In diesem Fall kommt der Schall am schallzugewandten Ohr lauter an, als am schallabgewandten Ohr. Der Grund dafür ist, dass der Kopf für den ankommenden Schall eine Behinderung darstellt, dadurch wird dieser abgelenkt, daraus resultiert, dass sich das Ohr auf der schallabgewandten Seite im Schallschatten befindet (Lewald, 2012).

3.7 PROPRIOZEPTIVES AUDITORISCHES GERADEAUS

Wie auch schon beim der Untersuchung des nicht-propriozeptiven auditorischen Geradeaus wird auch hier das Richtungshören untersucht, jedoch unter Zuhilfenahme von Zeigebewegungen.

In einem komplett abgedunkelten Raum werden nacheinander Geräuschquellen dargeboten, die an unterschiedlichen Positionen lokalisiert sind. Anhand einer blind geführten Zeigebewegung soll der Ursprung der Geräuschquelle lokalisiert werden.

In diesem Fall geht man davon aus, dass keine Adaptation des auditorischen Systems auftritt, stattdessen geht man davon aus, dass es eine reine propriozeptive Adaptation ist. Erklärung siehe propriozeptives Geradeaus.

4. SENSORISCHES FEEDBACK

Generell muss man sagen, dass die einzelnen sensomotorischen Systeme einer strikten Hierarchie unterliegen. Das bedeutet schlicht und ergreifend, dass eines der involvierten Subsysteme immer das leitende System ist, während das andere geleitet wird. Welches System schlussendlich das leitende System und welches das geleitete System ist, ist abhängig von der auszuführenden Aufgabe. Greift zum Beispiel eine Person nach einem Objekt, dann leiten die Augen die Handbewegung, in diesem Fall ist die Führungsrichtung Auge zu Hand. Die Führungsrichtung ändert sich hingegen in Hand zu Auge, wenn eine Person zum Beispiel auf ein Objekt in seiner Hand blickt, in diesem Fall wird das Auge von der Hand geleitet (Guan & Wade, 2000). Auch das Nutzen unterschiedlicher Feedbackarten ist in der Lage, das leitende und geleitete System zu beeinflussen. Tritt beim Zeigen eine Abweichung auf, so kommt es zu einer Unstimmigkeit zwischen den eingehenden Informationen des geleiteten Systems und den ausgehenden Informationen des leitenden Systems. Zum Erreichen der Übereinstimmung mit dem leitenden System vollzieht das geleitete System eine Adaptation. Das ist der Grund, warum das Realignment immer im geleiteten System auftritt (Guan & Wade, 2000; Redding & Wallace, 1988; Redding & Wallace, 1990).

Gewöhnlich kann bei der Prismenadaptation zwischen den Bedingungen mit visuellem Feedback, dazu gehören das frühe visuelle Feedback („concurrent feedback“) und das späte visuelle Feedback („terminal feedback“), oder ohne visuelles Feedback („no feedback“) unterschieden werden (Bornschlegl, 2011; Guan & Wade, 2000; Redding & Wallace, 1988; Redding & Wallace, 1990).

4.1 FRÜHES VISUELLES FEEDBACK

Beim frühen visuellen Feedback wird eine Zeigebewegung nämlich die komplette Bewegung von der ausführenden Person gesehen. Somit findet eine direkte Kontrolle der Bewegung statt, da man auf mögliche Fehler in der Bewegung, unverzüglich reagieren und diese somit eliminieren kann. Bei ballistischen Bewegungen, wie bei der Prismenadaptation gewünscht, ist dies jedoch nicht möglich. Der Fehler wird somit erst am Endpunkt einer Bewegung erkannt, obwohl die

ganze Bewegung gesehen wird. Bei dieser Art von Feedback ist das visuelle System leitend, während das propriozeptive System geleitet wird. Die Führungsrichtung ist in diesem Fall von Auge zu Hand, mit dem Resultat, dass eine Neuausrichtung der Koordinaten im propriozeptiven System stattfindet. Die Adaptation sollte somit im propriozeptiven System höher ausfallen (Abbildung TH2a; Guan & Wade, 2000; Redding & Wallace, 1988; Redding & Wallace, 1990; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005).

(a) **Frühes visuelles Feedback** (b) **Spätes visuelles Feedback** (c) **Kein Feedback**

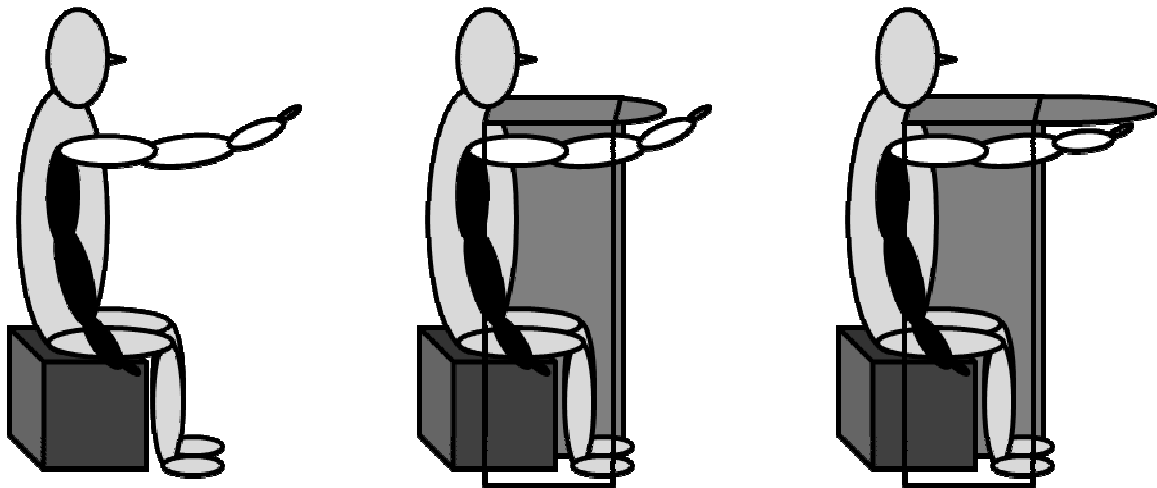


Abbildung TH2. Feedback-Arten. (a) frühes visuelles Feedback: der Arm wird die komplette Bewegung über gesehen; (b) spätes visuelles Feedback: der Arm wird ausschließlich zum Ende der Bewegung gesehen; (c) kein Feedback: der Arm wird zu keinem Zeitpunkt der Bewegung gesehen. Der schwarze Arm beschreibt die Startposition des Armes; der weiße Arm beschreibt die Endposition des Armes.

4.2 SPÄTES VISUELLES FEEDBACK

Charakteristisch für das späte visuelle Feedback ist, dass die ausführende Person während der Zeigebewegung den Arm ausschließlich erst zum Ende einer jeden Bewegung (normal oder ballistisch) sieht. Somit wird ein möglicher Bewegungsfehler erst relativ spät erkannt und die visuelle Information ist relativ unsicher. Schaut man sich die Hierarchie der Systeme an, so ist in diesem Fall das propriozeptive System das leitende System, während das visuelle geleitet wird. Die Führungsrichtung ist dabei von Hand zu Auge und somit kommt es zu einer Neuausrichtung der Koordinaten im visuellen System. Die Adaptation sollte demnach im visuellen System größer ausfallen (Abbildung TH2b) (Guan & Wade, 2000; Redding & Wallace, 1988; Redding & Wallace, 1990; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005).

4.3 KEIN FEEDBACK

Ist beim Ausführen einer Zeigebewegung kein Feedback verfügbar, so wird diese Bewegung von Beginn bis hin zur ihrer Vollendung nicht gesehen. Würde in diesem Fall das visuelle System von Prismen beeinflusst werden, so würden die Koordinaten des visuellen Systems, mit denen der

propriozeptiven Koordinaten konsequent nicht mehr übereinstimmen. Der Grund dafür ist, dass man am Ende der Bewegungen keine Rückmeldung erhält, ob man das Ziel getroffen hat oder nicht, somit kann auch kein Fehler beobachtet werden. Die Folge ist, dass die Koordinatensysteme nicht angeglichen werden können, da keine Adaptation stattfindet (Abbildung TH2c).

5. SENSOMOTORISCHES SYSTEM

Im täglichen Leben wird eine Menge zielgerichteter Bewegungen ausgeführt, sei es der Griff zu einer Tasse oder das Drücken eines Fahrstuhlknopfes. Um solche Bewegungen erfolgreich ausführen zu können, werden visuelle Informationen, die die Position sowohl des gewünschten Objekts als auch des Arms verraten mit den propriozeptiven Informationen gekoppelt (Baraduc & Wolpert, 2002).

Der dahinterstehende Prozess scheint ein ganz simpler zu sein, doch schaut man sich diesen genauer an, sei es in natürlicher Form, wie zum Beispiel durch Wachstumsprozesse oder Krankheit, aber auch in experimenteller Form, wie zum Beispiel durch das Tragen von Prismen, so erkennt man, dass sich hinter dem so scheinbar simplen Prozess komplexere Prozesse verbergen. Das perzeptuell-motorische System kann aus einer Vielzahl von Subsystemen, genauer gesagt sensomotorischen Systemen, zusammengesetzt werden. Die sensomotorischen Systeme bestehen jeweils aus einem Effektor, Sensoren, sowie Kontrollstrukturen. Sie sind in der Lage, mit anderen sensomotorischen Systemen zusammen zu arbeiten oder auch eigenständig (Guan & Wade, 2000; Redding & Wallace 1987; Redding & Wallace 1988; Redding & Wallace 1990). Für einen erfolgreichen Informationsaustausch zwischen den einzelnen Subsystemen ist es von großer Bedeutung, dass Informationen von dem Koordinatensystem eines Subsystems ins andere „übersetzt“ werden. An dieser Stelle der Verarbeitung, können Störungen auftreten (Redding & Wallace, 1987; Redding & Wallace 1988; Redding & Wallace 1990).

Sensomotorische Systeme bestehen immer aus zwei Teilen, einem sensorischen und einem motorischen Teil. Der sensorische Teil erhält demzufolge Informationen aus der Umwelt. Das bedeutet, dass er dazu genutzt wird, um sich zum Beispiel durch Sehen in der Umwelt orientieren zu können. Der motorische Teil hingegen besteht aus einer Vielzahl von Bewegungsmustern der einzelnen Körperteile, sowie der Propriozeption. Dies ist von Bedeutung für die Interaktion des Individuums mit der Umwelt. Daraus ergibt sich, dass Informationen der sensorischen Systeme dazu dienen, Befehle im motorischen System zu erzeugen (Bornschlegl, 2011). Die Koordinatensysteme der einzelnen sensorischen und motorischen Systeme sind individuell. Die Blickrichtung zum Beispiel wird anhand der Muskulatur der Augen kodiert. Wird diese jedoch durch zum Beispiel durch das Verwenden von Prismen gestört, so kommt es in

diesem Fall zu einem richtungsabhängigen Bias in der Muskelkontraktion. Eine Veränderung der Auge zu Kopf Position ist demnach die Folge, dies resultiert in veränderten Koordinaten des visuellen Systems (Craske & Crawshaw, 1978). Das propriozeptive System hingegen wird zusammengesetzt aus Muskeln, Sehnen, dem Bandapparat und den Gelenkkapseln. Es beinhaltet den Stellungssinn, sowohl des Körpers als auch der Extremitäten, wie auch den Bewegungssinn (Meßlinger, 2005). Dies erlaubt dem zentralen Nervensystem Kenntnis über den Zustand der Körperglieder zu haben, sowohl dynamisch als auch kinematisch (Baraduc & Wolpert, 2002). Demnach besteht das propriozeptive System aus einer Vielzahl von Koordinatensystemen, die dazu genutzt werden, um Positionen der einzelnen Körperteile fortlaufend aneinander anzupassen.

6. AUGE-HAND KOORDINATION

Im täglichen Leben ist die exakte Koordination zwischen Auge und Hand unerlässlich (Crawford, Medendorp, Marotta, 2004). Es ist anzunehmen das im menschlichen Organismus das Auge-Hand System das wohl wichtigste und zudem auch wohl das komplexeste perzeptuell-motorische System ist (Guan & Wade, 2000; Pochopien & Fahle, 2015). Zusammengesetzt wird dies aus einzelnen Komponenten, wie dem visuellen, dem vestibularen System, sowie der Propriozeption und aus Kontrollsystemen, die für Auge, Hand und Arm zuständig sind. Es beinhaltet aber auch Aspekte von Aufmerksamkeit und Gedächtnis (Crawford, Medendorp, & Marotta, 2004). Um einen korrekten motorischen Befehl zu erhalten, zum Beispiel beim Greifen nach einem Objekt, das sich im Greifraum befindet, müssen im visuellen System die Informationen, das bedeutet Informationen über konkrete Positionen von Objekt und Hand, mit den Informationen, die das propriozeptive System bereitstellt, verrechnet werden (Baraduc & Wolpert, 2002). Dies bezeichnet man als Grundlage der Auge-Hand Koordination.

Die Auge-Hand Koordination ist ein direkter Prozess, sie nutzt das Sehen beziehungsweise visuelle Informationen, um Bewegungen des Arms an seine Zielposition zu leiten (Crawford, Medendorp, & Marotta, 2004). Zudem hat sie die herausragende Fähigkeit sich automatisch an sensorische Veränderungen anzupassen, die zum Beispiel durch das Tragen gewöhnlicher oder prismatischer Brillen hervorgerufen werden. Das hat zur Folge, dass die nun nicht mehr übereinstimmenden Koordinaten beider Systeme schnell neu angeglichen werden, sodass das System in der Lage wie gewohnt ohne Störungen ist zu arbeiten (Baraduc & Wolpert, 2002; Guan & Wade, 2000; Redding & Wallace 1993; Hatada, Rossetti, & Miall, 2006; Rossetti, Koga, & Mano, 1993).

7. BETEILIGTE GEHIRNAREALE

Das Cerebellum, auch Kleinhirn genannt, wird als die zentrale Gehirnregion gesehen, die sowohl für die motorische Kontrolle/Koordination, als auch für die motorische Adaptation (motorisches Lernen) essentiell ist. Zudem ist es beteiligt an der Adaptation mit Prismen (Hashimoto, Honda, Matsumura, Nakao, Soga, Katano, Yokota, Mizusawa, Nagao, & Ishikawa, 2015; Block & Bastian, 2012; Martin, Keating, Goodkin, Bastian, & Thach, 1996). Laut Literatur, ist das Cerebellum sowohl für die Koordination als auch für die Korrektur von entstandenen Fehlern der Motorik, Perzeption und Kognition von zentraler Bedeutung. Dort laufen zahlreiche sensorische Informationen ein, unter anderem die des sensorischen Systems, des auditorischen Systems, aber auch jene, die Angaben sowohl über Stellung der Gelenke, als auch der Muskellänge machen. Zudem werden Informationen aus der Großhirnrinde an das Cerebellum geleitet. Diese beinhalten Angaben über die aktuellen motorischen Informationen. Dies resultiert in einer Koordinierung der Muskulatur, die für die Bewegung/Haltung verantwortlich sind, um diese an die gegebenen Umweltbedingungen anzupassen (Campbell & Reece, 2003). Die Koordination der Bewegungen an sich erfolgt automatisch und zudem unbewusst. Einzig und alleine ist es diesem Umstand zu verdanken, dass es möglich ist komplexe Bewegungen ausführen zu können, da ohne dies ausschließlich simple Bewegungen möglich wären (Thach, 1998). Laut Block und Bastian (2012) spielt das Cerebellum zusätzlich zur motorischen Adaptation eine zentrale Rolle in der sensorischen Verarbeitung. Studien zeigten, dass der Nucleus dentatus Verbindungen zum posterior parietalen Cortex (PPC) hat. Dies ist eine neocortikale Region, die unter anderem zentral ist für die Adaptation mit Prismen (Küper, Wünnemann, Thürling, Stefanescu, Maderwald, Elles, Görcke, Ladd, & Timmann, 2014). Genauer gesagt, projiziert der Nucleus dentatus in den posterior parietalen Cortex. Demnach liefern die Projektionen Signale in den posterior parietalen Cortex, die zur sensorischen Rekalibrierung beitragen, die während des adaptiven Prozesses stattfinden (Block & Bastian, 2012; Clower, West, Lynch, & Strick, 2001). Dies ist vereinbar mit den Annahmen von Block und Bastian (2012). Laut Block und Bastian (2012) ist das sensorische Realignment vergleichbar mit der vom cerebellum-abhängigen motorischen Adaptation, welche die Rekalibrierung zwischen den sensorischen Informationen und Bewegungsrichtung erzielt. Im Cerebellum laufen Informationen aus dem visuellen und dem propriozeptiven System ein, es kann daher gefolgert werden, dass dadurch unterschiedliche sensorische Angaben vom Cerebellum abgeglichen werden. Untersuchungen an Patienten mit cerebellarer Atrophie ergaben, dass diese bei Aufgaben mit Prismen Beeinträchtigungen aufweisen; zudem erwies sich, dass keine Beeinflussung im sensorischen Realignment stattfindet. Demnach scheint es naheliegend zu sein, dass anders als bei der motorischen Adaptation das sensorische Realignment nicht cerebellum-abhängig ist und somit das

Cerebellum nicht die zentrale Region für das sensorische Realignment zu sein scheint (Block & Bastian, 2012).

Der posteriore parietale Cortex ist wichtig für die Raumrepräsentation und ist zudem wichtig für die sensomotorische Transformation. In diesem Areal kommt es zur Umwandlung der visuellen Koordinaten in motorischen Koordinaten. Es ist eine wichtige sensomotorische Schnittstelle für die Bewegungsplanung von Auge und Arm. Zwei Areale sind in diesem Zusammenhang zu nennen, das laterale intraparietale Areal (LIP) und auch die parietale Greif Region (PRR). Das Planen einer Augenbewegung erfolgt im lateralen intraparietalen Areal, während die Planung einer zielgerichteten Bewegung des Armes dem Areal der parietalen Greif Region zufällt. Die Planung einer visuell geführten Bewegung ist nur dann möglich, wenn im posterior parietalen Cortex retinale Koordinaten umgewandelt werden in motorische. Dabei werden sensorische Informationen der retinalen Koordinaten, das bedeutet Informationen über die aktuelle Position der Augen, des Kopfes und des Körpers, in Bezug zum Objekt genommen. Die Umwandlung in motorische Koordinaten beinhaltet zudem auch die Einbeziehung verschiedener sensorischer Modalitäten im posterior parietalen Cortex (Wischhusen, 2008).

ZUSAMMENFASSUNG DER STUDIEN

8. ZUSAMMENFASSUNG STUDIE 1

In Studie 1 wurde anhand von zwei Experimenten untersucht, wie hoch die unmittelbare Korrektur des Prismeneffekts („immediate correction effect“) ausfällt und unter welchen Bedingungen dieser reduziert beziehungsweise ausgeschaltet werden kann, sodass der direkte Effekt und der prismatische Effekt übereinstimmen. In Experiment 1 wurden zwei unabhängige Gruppen von rechtshändigen Versuchspersonen untersucht. Die Gruppen unterschieden sich ausschließlich darin, dass eine Gruppe im komplett abgedunkelten Raum untersucht wurde, während sich die andere in einem normal beleuchteten Raum befand. Jede Versuchsperson durchlief vier Messungen, immer in derselben Reihenfolge. Jede Messung bestand aus jeweils einer Adaptations- und Readaptationsphase, in der je 30 Zeigebewegungen unter terminalem Feedback auf ein zentrales Ziel ausgeführt wurden. Die einzelnen Messungen unterschieden sich darin, dass unterschiedliche Prismenbrillen beziehungsweise Stuhlpositionen (individuell für jede Versuchsperson angepasst) genutzt wurden. So wurden die ersten beiden Messungen mit einer rechtsversetzenden Prismenbrille ausgeführt, wobei in Messung 1 eine individuell nach rechts gedrehte Stuhlposition genutzt wurde, während bei Messung 2 die Stuhlposition zentral war (0°). Dasselbe galt für die weiteren beiden Messungen, in welchen eine linksversetzende Prismenbrille verwendet wurde, entweder mit einer individuellen Stuhldrehung nach links oder mit zentraler Stuhlposition. Experiment 2 hingegen umfasste zwei weitere Gruppen von rechtshändigen Versuchspersonen. Diese unterschieden sich darin, dass bei einer Gruppe eine rechtsversetzende Prismenbrille mit seitlichem Sichtschutz verwendet wurde, während bei der anderen komplett auf den Sichtschutz verzichtet wurde. Die Messung erfolgte in einem normal beleuchteten Raum unter Verwendung der zentralen Stuhlposition und terminalem Feedback. Erneut wurden je 30 rhythmische Zeigebewegungen während der Adaptations- und Readaptationsphase durchgeführt.

Wie im Vorfeld angenommen traten in beiden Gruppen von Experiment 1 und somit auch in allen vier Bedingungen eine starke Abweichung (initialer Zeigefehler) in Richtung des prismatischen Versatzes auf, der durch wiederholtes Zeigen auf das Ziel reduziert wurde. Die Ergebnisse zeigten zudem, dass bis auf die Bedingung rechtsversetzende Prismenbrille mit rotiertem Stuhl, sowohl für die rechts- als auch für die linksversetzende Prismenbrille, der direkte Effekt gemessen im dunkeln Versuchsraum signifikant größer ausfiel als im hellen Versuchsraum (einseitiger ungepaarter t-Test). Schaut man sich die Ergebnisse genauer an, so erkennt man auch, dass der direkte Effekt im Dunkeln unter Zuhilfenahme der jeweiligen Stuhldrehung bei beiden Prismenbrillen den prismatischen Effekt sogar übertraf. Im Hellen lag dieser deutlich höher als erwartet, jedoch immer noch unterhalb des prismatischen Effekts. Bei zentraler Stuhldrehung, gemessen im Dunkeln, fiel der initiale Fehler hingegen geringer aus als bei rotierter Stuhlposition, jedoch war Fehler immer noch deutlich höher als bei den

vergleichbaren Ergebnissen im beleuchteten Versuchsraum. Anhand einer zweifaktoriellen Varianzanalyse mit Messwiederholung, mit Prismenrichtung und Rotation als Innersubjektfaktor, sowie Beleuchtung als Zwischensubjektfaktor konnte ermittelt werden, dass die unmittelbare Korrektur des Prismeneffekts für die rotierte Stuhlposition signifikant geringer ausfiel als bei der zentralen Stuhlposition. In Experiment 2 zeigte sich, wie zuvor in Experiment 1, für beide Gruppen die schon bekannte Abweichung in Richtung des prismatischen Versatzes, die durch erneutes Zeigen auf das Ziel reduziert wurde. Zudem wurde ein nicht signifikant höherer direkter Effekt in der Gruppe mit seitlichem Sichtschutz (einseitiger ungepaarter t-Test) gefunden. Generell lag der Effekt beider Gruppen nur etwas über 50% des prismatischen Versatzes.

Die Ergebnisse der ersten Studie zeigen, dass der direkte Effekt von unterschiedlichen Faktoren abhängt. Zu den Faktoren zählen, die Beschaffenheit der Prismenbrillen sowie die des Raums, wie zum Beispiel die vorherrschenden Lichtbedingungen, weiterhin die Körper- und Raumorientierung, aber auch die Exzentrizität des Ziels. Eine höhere unmittelbare Korrektur des Prismeneffekts tritt demnach auf, wenn mehr Informationen aus der Umgebung und/oder über die Position des eigenen Körpers innerhalb des Raumes gegeben sind, da mehr Korrekturmöglichkeiten geboten werden. Durch einen abgedunkelten Raum oder auch einen seitlichen Sichtschutz werden solche Einflüsse hingegen reduziert beziehungsweise ausgeschaltet, sodass schlussendlich der vollständige Effekt gemessen werden kann. Eine mögliche Erklärung des positiven Effekts der Körperrotation mag sein, dass im Normalfall die Bewegung auf ein sich in der Peripherie befindendes Ziel unterschätzt wird. Somit wird zu kurz gezeigt und das Ziel nicht getroffen. Nach Rotation des Körpers hingegen sollte das Unterschätzen verschwinden, da der Arm weniger exzentrisch erscheint.

9. ZUSAMMENFASSUNG STUDIE 2

In Studie 2 wurde anhand von 3 Experimenten die Frage untersucht, in wie weit die unmittelbare Korrektur des Prismeneffekts mit der Körperrotation und/oder der unbewussten Kopf- und Augenrotation verknüpft ist. Diese Korrekturen der Körperposition sind ausschließlich bei der Adaptation im Hellen zu beobachten und scheinen die Ursache für den unmittelbaren Korrektoreffekt und demnach auch für den geringeren direkten Effekt zu sein. In Experiment 1 wurden zwei unabhängige Gruppen von rechtshändigen Versuchspersonen untersucht. Unterteilt wurden diese in eine Gruppe mit rechts- und eine Gruppe mit linksversetzenden Prismenbrillen. Jede Versuchsperson durchlief zwei Messungen: Zeigen und Werfen. Pro Messung wurde je ein adaptives und readaptives Intervall ausgeführt, in dem man 2 Minuten lang mit oder ohne Prismen im beleuchteten Raum herumschauen sollte. Vor und nach den Intervallen wurden in einem Pretest und zwei Intervaltests (erster, zweiter), die adaptiven Komponenten ohne visuelles Feedback ausgeführt. Zu diesen Messungen gehörte das subjektive

Geradeaus des Kopfes, sowie das subjektive totale Geradeaus (Zeigen oder Werfen; direkter Effekt). In Experiment 2 wurde eine weitere Gruppe von rechtshändigen Versuchspersonen unter Verwendung einer rechtsversetzenden Prismenbrille untersucht. Zwei aufeinander folgende Messungen bestanden aus je einer Adaptations- und Readaptationsphase, bei denen im abgedunkelten Raum, jedoch mit terminalem Feedback, jeweils maximal 60 Zeigebewegungen durchgeführt wurden, mit rotierter beziehungsweise zentraler Stuhlposition. Vor und nach Adaptations- und Readaptationsphase wurden die adaptiven Komponenten im Pre- und in beiden Posttests mit zentraler Stuhlposition gemessen. Dies geschah im abgedunkelten Raum und ohne visuelles Feedback. Im Einzelnen wurde das subjektive Geradeaus des Kopfes, das subjektive visuelle Geradeaus, das subjektive propriozeptive Geradeaus, sowie in der Hälfte der Gruppe der intermanuelle Transfer gemessen. In Experiment 3 wurde eine zusätzliche Gruppe von rechtshändigen Versuchspersonen in insgesamt sechs Messungen untersucht. Je drei Adaptations- und Readaptationsphasen zu 30, 60 und 90 Zeigebewegungen wurden im dunklen beziehungsweise im hellen Labor, unter terminalem Feedback und mit rotiertem Stuhl ausgeführt. Vor und nach jeder Adaptations- und Readaptationsphase wurden im Pretest und den beiden Posttests die adaptiven Komponenten, in diesem Fall das subjektive visuelle Geradeaus ohne Feedback und mit zentralem Stuhl gemessen. Nach der Adaptation wurde zusätzlich das subjektive visuelle Geradeaus mit Prismenbrille gemessen.

In Experiment 1 zeigten die Resultate der adaptiven Komponenten für beide Prismenorientierungen erwartungsgemäß signifikante Unterschiede in Richtung des prismatischen Versatzes (einseitiger t-Test gegen 0). Des Weiteren zeigten die Resultate ausschließlich für die rechtsversetzende Prismenbrille signifikante Unterschiede zwischen den Bedingungen Zeigen und Werfen für die einzelnen adaptiven Komponenten (zweiseitiger gepaarter t-Test), wobei bei der rechtsversetzenden Prismenbrille das subjektive Geradeaus des Kopfes beim Zeigen stärker verändert war. Dagegen war das subjektive totale Geradeaus (der direkte Effekt) beim Werfen stärker verändert, allerdings nicht bei der linksversetzenden Prismenbrille. Die Summe des subjektiven totalen Geradeaus (direkter Effekt) und des subjektiven Geradeaus des Kopfes weist, verglichen mit der Stärke der Prismengläser, bis auf die Bedingung Werfen und rechte Prismen, keine signifikanten Unterschiede zur optischen Stärke der Prismen auf (zweiseitiger t-Test). In Experiment 2 zeigte sich, wie schon im Vorfeld angenommen, dass nach der Adaptation im Dunkeln ein direkter Effekt mit nahezu vollständigen prismatischen Versatz auftrat (kein signifikanter Unterschied zur Prismenstärke; einseitiger t-Test gegen 100%) wenn die Körperposition mittels Stuhldrehung korrigiert wurde. Bei zentralem Stuhl war der direkte Effekt zwar relativ hoch, jedoch zeigte sich ein signifikanter Unterschied zur Prismenstärke. Zudem fand sich ein signifikant höherer Unterschied für die rotierte Stuhlposition (zweiseitiger gepaarter t-Test). Durch mehrfach wiederholtes Zeigen auf

das zentrale Ziel wurde der Zeigefehler wiederum reduziert. Der Nacheffekt in beiden Bedingungen war relativ ähnlich, ein signifikanter Unterschied entgegen des prismatischen Versatzes (einseitiger t-Test gegen 0) konnte ermittelt werden, dieser fiel jedoch geringer aus als der direkte Effekt. Verringert wurde dieser Nacheffekt wiederum durch wiederholtes Zeigen auf das Ziel. Ein Unterschied zwischen zentraler und rotierter Stuhlposition konnte nicht ermittelt werden (zweiseitiger gepaarter t-Test). Anhand der Resultate der adaptiven Komponenten lässt sich erkennen, dass es im subjektiven Geradeaus des Kopfes zu keinerlei Drehung gekommen ist. Dagegen wurde beim subjektiven visuellen Geradeaus und auch beim intermanuellen Transfer bei rotierter Stuhldrehung ein signifikanter Unterschied in Richtung des prismatischen Versatzes gefunden. Ein großer und signifikanter Effekt (entgegen des prismatischen Versatzes) kam in beiden Bedingungen beim subjektiven propriozeptiven Geradeaus vor (einseitiger t-Test gegen 0). Zudem wurden keine Unterschiede zwischen rotierter und zentraler Stuhldrehung gefunden (zweiseitiger gepaarter t-Test). Bei rotierter Stuhlposition ist die Summe aus subjektivem visuellen Geradeaus und subjektivem propriozeptiven Geradeaus vergleichbar mit dem Nacheffekt (zweiseitiger gepaarter t-Test). In Experiment 3 zeigte der im Dunkeln gemessene direkte Effekte für die drei unterschiedlich langen Adaptationsphasen ähnlich große initiale Fehler in Richtung des prismatischen Versatzes. Die Bedingungen 30 und 60 Bewegungen unterschieden sich nicht von 100 % (einseitiger t-Test gegen 100%). Im Hellen war der direkte Effekt signifikant kleiner als 100 %. Die Fehlerreduktion erfolgte durch wiederholtes Zeigen auf das zentrale Ziel. Das erste Zeigen nach Absetzen der Prismenbrille resultierte in einem signifikanten Nacheffekt (einseitiger t-Test gegen 0), der um die Hälfte kleiner ausfiel als der direkte Effekt. Der Nacheffekt konnte durch wiederholtes Zeigen auf das Ziel verringert werden. Das subjektive visuelle Geradeaus, gemessen mit einer Prismenbrillen, war sowohl in allen drei Fällen der Adaptation im Dunkeln, als auch im Hellen geringfügig geringer als der prismatische Effekt (signifikanter Unterschied, einseitiger t-Test gegen $14,2^\circ$). Ohne Prismenbrille zeigte das subjektive visuelle Geradeaus im Dunkeln hingegen keinen signifikanten Effekt, während im Hellen ein Effekt für die Bedingungen 30 und 60 Zeigebewegungen (einseitiger t-Test gegen 0) gefunden wurde.

Zusammenfassend kann man sagen, dass unter idealen Voraussetzungen der direkte Effekt mit dem prismatischen Versatz der Prismen übereinstimmt und dass demnach der unmittelbare Korrektoreffekt ausgeschaltet ist. Der unmittelbare Korrektoreffekt der Prismen ist verknüpft mit der Körperrotation (die Körperrotation macht eine zusätzliche Kopfdrehung überflüssig) und/oder unbewussten Rotation von Kopf und Augen in Richtung des prismatischen Versatzes. Das bedeutet, dass unter normalen Lichtbedingungen (beleuchteter Raum) die Rotation vom Kopf/Körper und Augen größer ausfällt, dadurch ist der unmittelbare Korrektoreffekt der Prismen größer und demzufolge der direkte Effekt kleiner als der prismatische Versatz. Man kompensiert also durch die Veränderung der Position des Kopfes/Körpers und der Augen den

prismatischen Versatz teilweise. Im Umkehrschluss ist im dunklen Raum keine/wenig Rotation festzustellen und demzufolge ist auch kein/wenig unmittelbarer Korrektoreffekt zu finden. Weiterhin ist festzustellen, dass die Rotation des Kopfes/Körpers die Exzentrizität des Ziels auf der Retina reduziert. Das bedeutet, je größer die Kopf-/Körperrotation ist, desto näher liegt das Ziel an der Fovea, bei fixierenden Augen. Die erforderliche Sakkade in Richtung des Ziels ist demnach kleiner. Die Rotationen von Kopf/Körper und Augen werden nicht vollständig berücksichtigt, dadurch kommt es zu besagtem Korrektoreffekt. Der Vergleich der Summe aus Kopffrotation und direkten Effekt stimmt mit dem prismatischen Versatz überein. Zudem zeigt sich, dass im Dunkeln die Adaptation größtenteils propriozeptiv ist, jedoch kommt es zu keinem Transfer zwischen den Armen, was den Schluss zulässt, dass es keine generelle Verschiebung in der Raumrepräsentation gibt, diese ist ausschließlich lokal. Weiterhin lassen die Ergebnisse dieser Studie den Schluss zu, dass die Summe aus visuellem und propriozeptivem Geradeaus vergleichbar ist mit dem Nacheffekt. Die hier vorliegende Studie gibt mögliche Lösungsansätze, die zur Klärung des unmittelbaren Korrektoreffekts der Prismen, als auch der Höhe des Nacheffekts in der Prismenadaptation beitragen könnten.

10. ZUSAMMENFASSUNG STUDIE 3

In Studie 3 versuchten wir anhand von drei Experimenten zu klären, ob die Prismenadaptation einen Einfluss auf das auditorische System hat oder ob mögliche gemessene Effekte auf dieses System schlicht und ergreifend auf eine unbewusste Rotation des Kopfes beziehungsweise eine Adaptation des propriozeptiven Systems des Armes zurückzuführen sind, die dann fälschlicher Weise einer Adaptation im auditorischen System zugeschrieben werden. In Experiment 1 wurde eine Gruppe von rechtshändigen Versuchspersonen jeweils zweimal unter Verwendung unterschiedlicher Prismenbrillen untersucht. Die Messung bestand darin während einer Baseline-, Adaptations- & Readaptationsphase jeweils 30 Zeigebewegungen auf ein zentrales Ziel auszuführen. Dabei war der Raum abgedunkelt und es wurde ausschließlich terminales Feedback gegeben. Im Pretest und den beiden Posttest wurden zudem das subjektive visuelle Geradeaus, das subjektive propriozeptive Geradeaus, das subjektive nicht-propriozeptive, aber auch das subjektive propriozeptive auditorische Geradeaus gemessen. Die adaptiven Komponenten wurden wiederum im abgedunkelten Raum ohne visuelles Feedback gemessen. Für die auditorischen Messungen wurden 7 Lautsprecher in einer Reihe aufgestellt, die in einem Abstand von 7° zueinander aufgestellt waren. Der Versuchsablauf von Experiment 2 war identisch zu dem von Experiment 1 mit Ausnahme dessen, dass während der Baseline-, Adaptations- und Readaptationsphase das Licht angelassen wurde und zudem neue rechtshändige Versuchspersonen rekrutiert wurden. In Experiment 3 wurde eine weitere Gruppe von rechtshändigen Versuchspersonen untersucht; der Versuchsablauf war ähnlich dem

des zweiten Experiments. Die Unterschiede waren, dass 60 Adaptationsbewegungen durchgeführt wurden; die Lautsprecher für die auditorische Messung standen in einem Abstand von 4° halbkreisförmig zueinander und zusätzlich wurde das subjektive Geradeaus des Kopfes gemessen.

Die direkten Effekte von Experiment 1 (dunkel) und Experiment 2 (hell) zeigten für beide Prismenorientierungen wie erwartet signifikante Effekte der Prismen, also Unterschiede (einseitiger t-Test gegen 0) in Richtung des prismatischen Versatzes. Dasselbe konnte man bei den Nacheffekten entgegen des prismatischen Versatzes finden. Die adaptiven Komponenten nach Adaptation im Dunkeln zeigten sowohl beim subjektiven propriozeptiven Geradeaus als auch beim subjektiven nicht-propriozeptiven auditorischen Geradeaus für beide Prismenorientierungen signifikante Unterschiede (einseitiger t-Test gegen 0) entgegen des prismatischen Versatzes. Dasselbe konnte man beim subjektiven propriozeptiven auditorischen Geradeaus für die rechte Prismenbrille finden. Im Hellen hingegen konnte man signifikante Unterschiede beim subjektiven propriozeptiven Geradeaus und beim subjektiven propriozeptiven auditorischen Geradeaus für beide Prismenbrillen finden, die jeweils entgegen des prismatischen Versatzes gerichtet waren. Zudem gab es einen signifikanten Unterschied entgegen des prismatischen Versatzes beim subjektiven nicht-propriozeptiven auditorischen Geradeaus der linksversetzenden Prismenbrille. Ein Unterschied zwischen dem subjektiven nicht-propriozeptiven auditorischen Geradeaus und dem subjektiven visuellen Geradeaus konnte ausschließlich im Dunkeln bei der linken Brille ermittelt werden (zweiseitiger gepaarter t-Test). Das propriozeptive auditorische Geradeaus und das propriozeptive Geradeaus zeigten keinen signifikanten Unterschied. Vergleicht man die Ergebnisse der Bedingungen Dunkel und Hell miteinander so zeigte sich ein signifikanter Unterschied (zweiseitiger ungepaarter t-Test) ausschließlich beim subjektiven nicht-propriozeptiven auditorischen Geradeaus der linken Prismenbrille. In Experiment 3 war der direkte Effekt wie angenommen signifikant in Richtung des prismatischen Versatzes verschoben und der Nacheffekt entgegen des prismatischen Versatzes (einseitiger t-Test gegen 0). Es konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen der rechts- und der linksversetzenden Prismenbrille gefunden werden (zweiseitiger gepaarter t-Test). Aus diesem Grund wurde ein Mittelwert beider Prismenorientierungen gebildet. Die adaptiven Komponenten zeigten, dass ausschließlich für das subjektive Geradeaus des Kopfes und das subjektive visuelle Geradeaus signifikante Effekte in Richtung des prismatischen Versatzes auftraten und das subjektive propriozeptive auditorische Geradeaus entgegen des prismatischen Versatzes verschoben war (einseitiger t-Test gegen 0). Der Vergleich zwischen den Lautsprecherabständen 4° und 7° zeigte ausschließlich beim direkten Effekt der rechten Prismenbrille und bei den adaptiven Komponenten bei dem subjektiven nicht-propriozeptiven auditorischen Geradeaus der linken Prismenbrille einen signifikanten Unterschied (zweiseitiger ungepaarter t-Test).

Die Ergebnisse der Studie lassen den Schluss zu, dass die visuelle Adaptation keinen spezifischen Einfluss hat auf die wahrgenommene Richtung einer akustischen Quelle. Die dennoch gemessene, geringe auditorische Verschiebung kann erklärt werden aufgrund einer durch Prismen induzierten unbewussten Kopffrotation beziehungsweise durch Veränderung in der Propriozeption des Armes (beim Zeigen auf die akustische Quelle). Nach Adaptation an den prismatischen Versatz zeigen sowohl das subjektive propriozeptive Geradeaus als auch das subjektive propriozeptive auditorische Geradeaus eine ähnlich starke Abweichung entgegen des prismatischen Versatzes. Daher kann man schlussfolgern, dass eine Veränderung in der Armposition der ausschlaggebende Grund ist, warum man beim Zeigen auf eine akustische Quelle am Objekt vorbei zeigt und zwar entgegen des prismatischen Versatzes. Somit ist davon auszugehen, dass eine Veränderung im propriozeptiven System auftritt, nicht aber im auditorischen System. Um den Einfluss der Propriozeption des Armes auszuschließen, wurde das auditorische System zusätzlich ohne Zuhilfenahme von Zeigebewegungen untersucht. Es zeigte sich keine eindeutige Veränderung in der wahrgenommenen auditorischen Verschiebung. Nach Adaptation im Dunkeln findet man eine Abweichung entgegen des prismatischen Versatzes, während nach der Adaptation im Hellen die Abweichung in Richtung des prismatischen Versatzes verschoben ist. Eine mögliche Erklärung dafür könnte die unterschiedliche Kopfstellung sein, die in den einzelnen Bedingungen (dunkel, hell) auftritt. Die Adaptation an den prismatischen Versatz führt zu einer unbewussten Drehung des Kopfes in Richtung des prismatischen Versatzes. Diese Kopfdrehung führt zu einer Verringerung des wahrgenommenen Versatzes, dadurch fällt der Zeigefehler wiederum geringer aus, als aufgrund des Prismenversatzes erwartet. Jedoch wird der unmittelbare Korrektoreffekt der Prismen durch die vorherrschenden Bedingungen im Raum beeinflusst. Das bedeutet, dass dieser im beleuchteten Raum höher ausfällt, als im abgedunkelten Raum. Dies hat zur Folge, dass die unbewusste Drehung des Kopfes im Hellen höher ausfällt als im Dunkeln und somit zwangsläufig Einfluss hat auf das visuelle System und das Richtungshören.

MANUSKRIFT 1

11. How to get the full prism effect

Klaudia Pochopien

Department of Human-Neurobiology, University of Bremen, Germany

Manfred Fahle

Department of Human-Neurobiology, University of Bremen, Germany;

The Henry Wellcome Laboratories for Vision Sciences, City University

London, England, UK

Published in i-Perception

11.1 ABSTRACT

We investigate how the immediate correction effect decreases mispointing under prisms. Subjects performed rhythmic pointing movements under different conditions with horizontally shifting prisms. Even the first (initial) pointing error is much smaller than the prismatic shift, a phenomenon called the immediate correction effect. Knowledge about the structure of the room and of objects in the room obtained before the prisms were worn may limit the amount of the prismatic displacement perceived. We therefore compared the direct prism effect as well as prismatic adaptation with room illumination switched on versus switched off. Our 44 subjects participated in two experiments, with varying amounts of information about room structure available. The results show a direct effect corresponding to the optical power of the prisms in the dark condition, when in addition body position was slightly rotated in direction of the prismatic shift. But even in the dark, a significant immediate correction effect arises with the fixed body position. The largest immediate correction amounting to almost half of optical displacement arose in the standard condition of bright light and fixed body position.

11.2 INTRODUCTION

In daily life, we execute many directed movements like grasping a comb, opening the door, or pointing toward an object. To grasp or to touch objects precisely requires visual information concerning the objects' positions as well as proprioceptive information about the position of our arm (Baraduc & Wolpert, 2002).

The eye-hand coordination subsystem is without doubt one of the most important sensory-motor systems of our body (Crawford, Medendorp, & Marotta, 2004). This coordination system quasiautomatically adjusts to changes (Guan & Wade, 2000), for example, when wearing ordinary or prism glasses (Baraduc & Wolpert, 2002; Taub & Goldberg, 1973). Any discrepancy between seen and felt arm position (misalignment between spatial maps for eyes and hand) is consciously perceived and can usually be reduced within a few movements (Baraduc & Wolpert, 2002; Redding & Wallace, 1990; Redding & Wallace 1993). A prism displacing the visual field horizontally induces arm movements that initially miss the target laterally (direct effect; Guan & Wade, 2000; Harris, 1965). But with a few movements, people quickly adjust to the new visual conditions (Guan & Wade, 2000; Harris, 1965). After removing the prism glasses, participants initially miss the object in the direction opposite to the prism effect (aftereffect; Guan & Wade, 2000; Harris, 1965; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2006). Again the mispointing decreases gradually by repeated movements and vanishes completely.

Over the last century, prism adaptation was extensively investigated (Harris, 1965; Helmholtz, 1867; Redding & Wallace, 2006), but many questions remain. For example, the immediate correction effect is only partly understood, that is, the fact that the initial effect is much smaller than to be expected: It amounts to approximately half of the optical prismatic shift (Redding, Rossetti, & Wallace, 2005).

Following the study by Rock, Goldberg and Mack (1966), several authors (Melamed, Beckett, & Wallace, 1978; Wallace, Melamed, & Cohen, 1973) investigated the direct effect, with participants wearing prism glasses and evaluating subjective straight ahead under both totally dark and under bright light conditions. The results of Rock, Goldberg and Mack (1966) show a difference between the bright versus dark conditions of 6° to 7° for horizontal optical displacements of 11.4° , while 8.5° for upward and 5.8° for downward directions. Explanations for the immediate correction include the ability to counteract the optical shift based on, for example, the position or size of room objects or by employing perspective cues in rooms with right angles (Rock, Goldberg, & Mack, 1966).

11.2.1 AIM OF THE STUDY

The present study was designed to further minimize the immediate correction effect in order to produce conditions in which the initial (pointing) error fully corresponds to the optic power of the prisms. To that aim, we tested the immediate correction effect for (a) “normal” prism experiments, (b) after removing peripheral vision (outside the prism glasses) under light conditions, (c) in the dark, and (d) after (slightly) rotating the body of participants in darkness. Our results show that under the last conditions, no immediate correction effect occurs, and the initial error closely corresponds to the optical shift.

11.3 METHODS

11.3.1 ETHICAL STATEMENT

The study was approved by the local ethics committee of the University of Bremen. Prior to the study, the participants were informed about the procedure which followed the Declaration of Helsinki (2008) and signed a written consent. They were free to withdraw from the study at any time, which none did.

11.3.2 PARTICIPANTS

Forty-four participants, aged 18 to 30 years, were recruited for two experiments. Most of them were students of the University of Bremen. Two groups of 14 participants each (different individuals for each group) participated in Experiment 1 (group “adaptation in dark”: 10 females, 4 males; mean age (M) = 24.4 years; SE = 0.71; group “adaptation in light”: 10 females, 4 males; M = 23.2 years; SE = 0.74). Experiment 2 again comprised two groups, with eight participants each (group “shielded”: six females, two males; M = 24.8; SE = 0.82; group “unshielded”: six females, two males; M = 24.0; SE = 1.05). Only right-handed participants with normal or corrected-to-normal visual acuity (contact lenses only; Freiburger Visual Acuity Test; Bach, 1996), with normal stereopsis (Lang Stereo Test; Lang, 1983) and naïve to prism adaptation participated. Pupillary distance was measured with an Auto-Refractometer (NIDEK ARK-700 AUTO REF/Keratometer), to be between 54 and 64mm for the right-shifting prisms and 59 and 69mm for the left-shifting prisms.

11.3.3 EXPERIMENT 1: ADAPTATION IN DARK VERSUS ADAPTATION IN LIGHT

11.3.3.1 EXPERIMENTAL SET-UP

For the adaptation in both dark and light, the apparatus consisted of a table, 99.5cm high, 110cm wide, and 57cm deep, with a red diode as the target (in the dark) or a red labeled stick (in the light) mounted centrally on its front side (Figures M1.1 & M1.2). Participants sat on a low chair, 43cm high, with rotary function. The rotatability of the chair enabled a correct orientation of the participant and could be blocked to fixate its position. A chin rest served to keep target distance constant at 51cm and to keep the central table position. For some parts of the experiment (rotated chair condition), the chin rest was not used, to enable head movement. Participants performed arm movements under the opaque table top, starting near their trunk and aiming at the visual target (Figure M1.1). Table depth was individually adjusted such that only 4cm of the forefinger was visible at the end of each pointing movement, providing terminal feedback on hand position. In the dark, the right forefinger transmitter bore both an ultrasound probe and a

red diode, providing visual feedback on finger localization. In the light condition, the target and the forefinger transmitter were colored red, without diodes (Figure M1.1).

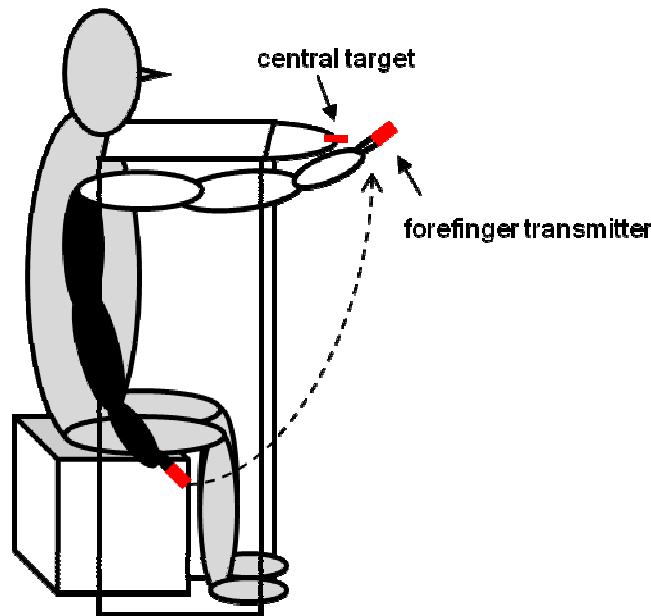


Figure M1.1. Schematic illustration of a participant seated at the table-chair while executing a pointing movement toward the central target. The black arm describes the starting position, the white arm the movement endpoint. The dashed arrow illustrates the arm movement. The red bars depict the central target (target transmitter) and the forefinger transmitter.

The miniature piezo-electric transmitter on the finger emitted ultrasound which allowed to track the finger's trajectory (Zebris Isny/Germany). We used both right- and left-shifting prism glasses (Carl Zeiss, Oberkochen/Germany). The right-shifting prisms had a circular shape ($\varnothing = 35\text{mm}$) and an optical center distance of 59mm, whereas the left-shifting prisms had oval glasses ($\varnothing = 45\text{mm}$), with an optical center distance of 64mm. The prismatic effect of the glasses was 30 prism diopters [cm/m], corresponding to a visual shift of 16.7° . The prism glasses had optical side shields in part of the experiments to prevent non-shifted images to reach peripheral vision.

11.3.3.2 PROCEDURE

Two groups of participants performed rhythmic pointing movements in the dark (group "adaptation in dark") or else in the light (group "adaptation in light") toward the central target (0°) at a frequency of around 0.37 Hz (~ 2.7 s per movement). In both groups, each participant was tested four times (four blocks) in the same testing order with all together 240 movements. Each block consisted of an adaptation and a readaptation task with 30 pointing movements each. For both groups (dark and light) and two orientations of the prisms (right and left), we used two chair positions (central and eccentric), the eccentric position was to the right for right-shifting

prisms and to the left for left-shifting prisms, yielding four conditions for each group. The three positions employed in the dark condition were central at 0° , rotated right on average at 9.3° and rotated left at 9.9° . In the bright condition, rotation was smaller, on average 6.9° right and 4.9° left. The precise right and left positions of the chair were individually adjusted. Each participant started with the chair position rotated in the direction of the optical shift, followed by the central chair position. In Experiment 1, all measurements started with the right-shifting prisms.

After being seated on the chair, participants were asked to close their eyes and to wait for further instructions. In the dark conditions, the room lights were switched off. Participants received the prism glasses while their eyes were closed and then the target was uncovered. Participants were asked to open their eyes and to rotate the chair until the target was subjectively located straight ahead of their nose, with unrestrained head position. For readaptation, the prism glasses were removed, the chair and head positions were unchanged. The results during readaptation are irrelevant for this study and not presented here, they followed the standard pattern (Figure M1.2).

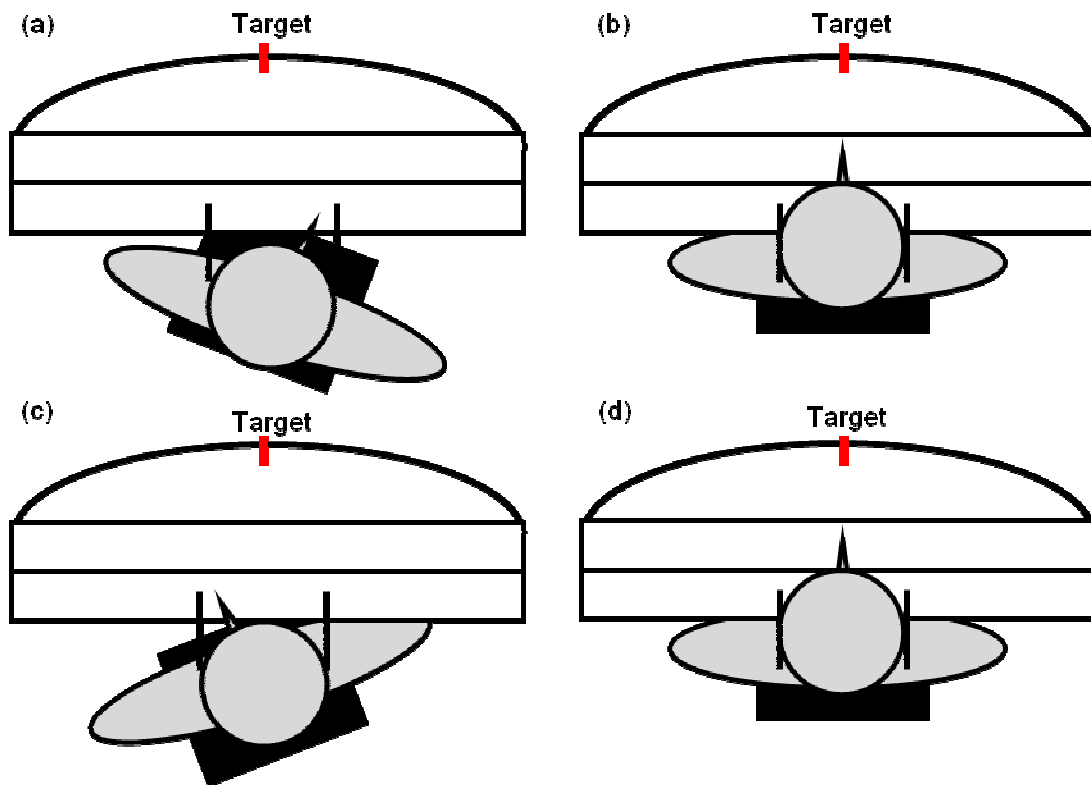


Figure M1.2. Schematic illustration of the chair positions employed: (a) prism shift and chair rotation to the right; (b) prism shift to the right and central chair position; (c) prism shift and chair rotation to the left; (d) prism shift to the left and central chair position. The red bar indicates the central target (0°).

11.3.4 EXPERIMENT 2: SHIELDED VERSUS UNSHIELDED PRISMS

11.3.4.1 EXPERIMENTAL SET-UP

In Experiment 2, group “shielded” used prisms with an optical side shield to restrict the visual field, while group “unshielded” used prisms without a side shield. The chair was fixed at 0°, and the head was positioned in the chin rest. The experimental set-up corresponded to the previous experiment, but we only used the central chair position in a bright room, with prisms inducing a visual shift of 16.7° to the right.

11.3.4.2 PROCEDURE

Participants were sitting centrally in front of the table, with their head in the chin rest and the lights switched on. Participants were asked to perform 30 rhythmic pointing movements under terminal visual feedback toward the central target (0°). For the adaptation task, they wore right shifting prism glasses, with or without optical side shields. After removal of prisms (readaptation), participants again performed 30 pointing movements toward the central target.

11.3.5 ANALYSIS

The Zebris system recorded the complete three-dimensional trajectory of the pointing movements (x-, y-, z-axis). Pointing movements were analyzed by means of a Matlab program (R2010a) developed in-house which determined the extreme of each pointing movement. The results were verified visually by the experimenters. For statistical analysis, we calculated a two-factor analysis of variance and t-tests comparing the direct effects under different conditions.

11.4 RESULTS

We aimed to identify the experimental parameters responsible for the immediate correction effect. To this end, we compared (a) the direct effect for “normal” prism experiments, with (b) a condition where optical side shields eliminated the influence of peripheral, unshifted visual information, (c) adaptation in the dark, and (d) adaptation in the dark and additional body rotation.

11.4.1 EXPERIMENT 1: ADAPTATION IN DARK VERSUS ADAPTATION IN LIGHT

Figure M1.3 shows the averaged results for prism adaptation in the dark and in the light condition. A large initial pointing error (direct effect) in direction of the prismatic shift emerges under both conditions. The pointing error decreases substantially with further movements.

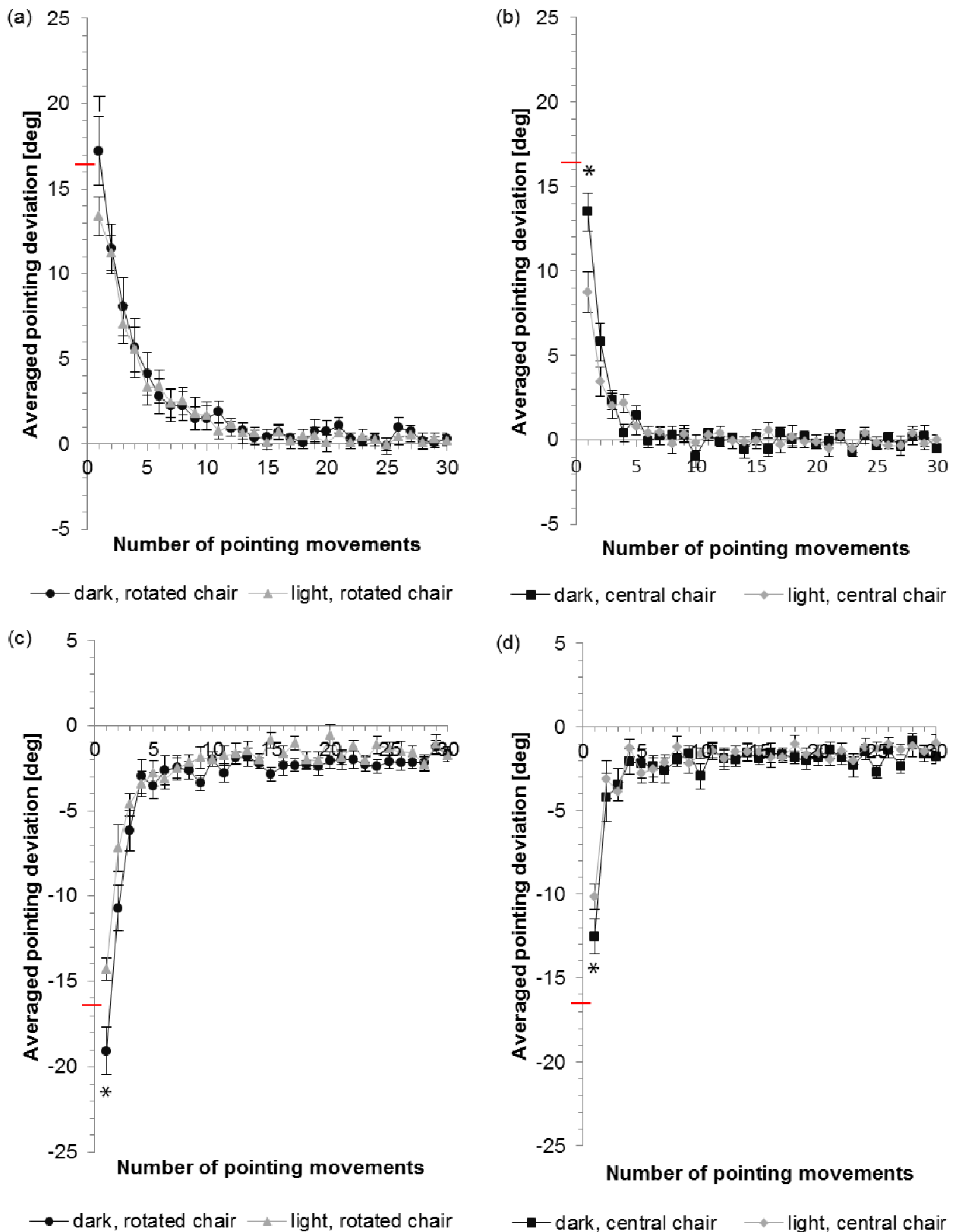


Figure M1.3. Comparison of the course of adaptive performance and direct effect between dark and light conditions for different chair positions. Black dots (rotated chair) or squares (central chair) symbolize the averaged values measured in dark and grey triangles (rotated chair) or rhombus (central chair) the averaged values measured in light. Y-axis: Horizontal deviation of the averaged pointing movements from the central target ($y = 0$); red horizontal line indicates the optical shift of the prisms. X-axis: Number of pointing movements performed. Error bars denote SE. For the initial pointing movements, significant differences between dark and light ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with T (one-sided t-test for unpaired samples).

The direct effect (initial pointing error) is significantly larger in the dark than in the light condition for right-shifting prisms and central chair position ($t = 2.89$, $p = 0.004$; one-sided t-test for unpaired samples). The same is true for the conditions left-shifting prisms and rotated as well as central chair position ($t = -3.03$, $p = 0.003$; $t = -1.89$, $p = 0.035$). The condition right-shifting prisms combined with rotation to the right only yields a trend ($t = 1.66$, $p = 0.054$). Hence, the initial correction effect is significantly larger in light than in dark conditions (Table M1.1).

Table M1.1. Mean direct effect in degree & calculations of the difference values.

Prisms	Position	Dark [°]	Light [°]	Difference dark <-> light
right	right	17.2 ± 2.0	13.4 ± 1.1	3.8 ± 2.4 [†]
	central	13.5 ± 1.1	8.7 ± 1.2	4.8 ± 1.7**
left	left	-19.1 ± 1.4	-14.3 ± 0.7	4.7 ± 1.3**
	central	-12.5 ± 1.0	-10.1 ± 0.8	2.4 ± 1.5*
difference	right <-> central	3.7 ± 1.7*	4.6 ± 1.3**	
difference	left <-> central	6.5 ± 1.4***	4.2 ± 1.1**	
Note: Direct effects in degrees of visual angle. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; [†] $p < 0.1$.				

On average, the direct effect with rotated chair position in darkness slightly exceeds the optical shift of the prisms (right: 103%; left: 114%; mean: 109%). The initial pointing error with central chair amounts to only 81% in right prisms and 75% in left prisms (mean: 78%). In the light condition, the direct effect is also higher for the rotated chair condition (right: 80%; left: 86%; mean: 83%), but the effect is obviously smaller than in the dark condition. Without rotation, right prisms reach only 52% and left prisms only 61% (mean: 57%) of optical shift (mean values, Table M1.2).

Table M1.2. Averaged rotated respectively central direct effect results (in degree and percent) for the dark and the light condition.

Conditions	Mean Direct Effect [°]	Mean Direct Effect [%]
dark, rotated	18.1 ± 1.2	109 ± 7.4
dark, central	13.0 ± 0.8	78 ± 5.0
difference rotated <-> central (dark)	5.1 ± 1.1	31 ± 6.3
light, rotated	13.8 ± 0.6	83 ± 3.5
light, central	9.4 ± 0.7	57 ± 4.0
difference rotated <-> central (light)	4.4 ± 0.5	26 ± 3.0
Note: Results are tabulated in absolute values.		

A two-way analysis of variance for repeated measurements was computed with prism direction and rotation as the within subjects factors and illumination as between subject factor. Please note that for statistical analysis, results for left-shifting prisms were inverted. The main effect of prism direction ($F(1, 26) = 0.73$, $p = 0.402$) is not significant, the same is true for the interaction of prisms by group ($F(1, 26) = 0.15$, $p = 0.700$). The main effect of rotation is significant ($F(1, 26) = 67.11$, $p = 0.000$), one-sided t-tests for paired samples as post-hoc analysis show significant

differences for the right-shifting prisms between right and central chair position (in the dark: $t = 2.22$, $p = 0.023$; in the light: $t = 3.64$, $p = 0.002$), the same is true for the left-shifting prisms (in the dark: $t = -4.62$, $p = 0.000$; in the light: $t = -3.77$, $p = 0.001$; Table M1.1). However the interactions rotation by group ($F(1, 26) = 0.37$, $p = 0.547$), prisms by rotation ($F(1, 26) = 0.55$, $p = 0.466$), and prisms by rotation and by group ($F(1, 26) = 1.06$, $p = 0.312$) are not significant. In other words, the initial correction effect is significantly smaller for rotated than for central chair positions, under all experimental conditions.

11.4.2 EXPERIMENT 2: SHIELDED VERSUS UNSHIELDED PRISMS

The results for the shielded ($M = 11.1^\circ$, $SE = 0.8$) and unshielded conditions ($M = 9.2^\circ$, $SE = 1.2$) show a large initial pointing error which decreased gradually (Figure M1.4). The direct effect was larger when participants wore prisms with an optical side shield with an average difference of 1.9° , but this difference fails to be significant ($t = 1.33$, $p = 0.103$, one-sided unpaired t-test).

On average, the direct effect for the “shielded” group is 66% of the prismatic power, while that for the “unshielded” one is only 55%.

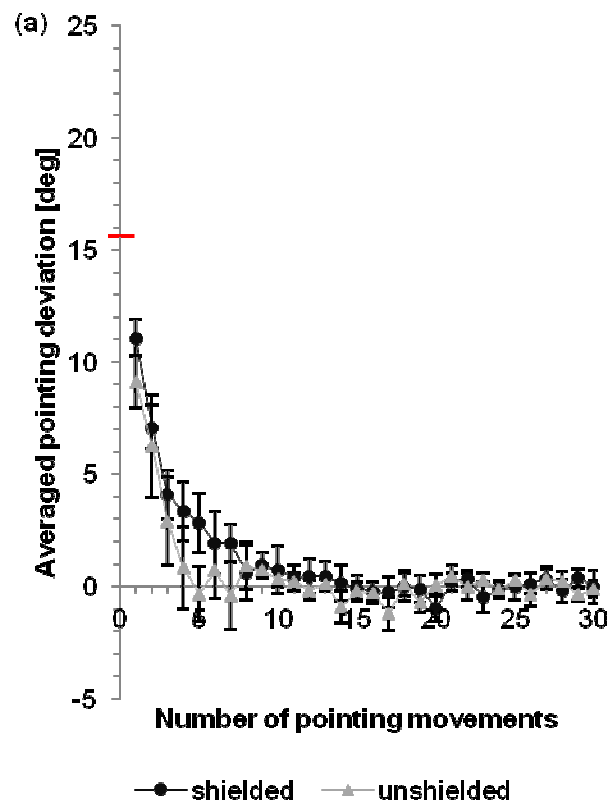


Figure M1.4. Comparison of the course of adaptive performance and direct effect between shielded and unshielded condition. Black dots indicate the average results of the “shielded” group while grey triangles symbolize those of the “unshielded” group. Y-axis: Horizontal deviation of the averaged pointing movements from the central target ($y = 0$); red horizontal line indicates the optical shift of the prisms. X-axis: Number of pointing movements performed. Error bars denote SE.

11.5 DISCUSSION

Our results on the influence of different experimental conditions show rather clear-cut results. In line with earlier studies (Melamed, Beckett, & Wallace, 1978; Rock, Goldberg, & Mack, 1966), we find that the direct prism effect, that is the deviation of the first pointing movement toward a visual target, is influenced by illumination level. Without side shields, the direct prism effect deviates from the target by only about 55% of the prismatic shift introduced by the prism glasses. The direct effect increases slightly, that is, the initial compensation effect that might be caused by knowledge of the room structure and the position of one’s own body within this room, decreases when the glasses are supplied with appropriate “side shields” thus disabling any lateral view of the room at the sides of the glasses. With this type of glasses, the direct effect increases to 66%. However, this difference fails to reach significance ($p = 0.1$).

The biggest increase in the direct effect of prisms onto pointing movements occurs if the pointing movements are performed in darkness, with a mean direct effect of 78% of prismatic

power (right prisms: 81%; left prisms: 75%), with no significant differences (two-sided t-test for paired samples) between right- and left-shifting prisms. This corresponds to deviations of 4.8° and 2.4° for right- and left-shifting prisms respectively, comparable to the results of Rock, Goldberg and Mack (1966). In an illuminated room, the mean direct effect only was 57% of prismatic power (right prisms: 52%; left prisms: 61%) with no significant difference between right- and left-shifting prisms.

Somewhat to our surprise, the direct effect increased (not significantly) even beyond the prismatic power when we rotated the participants to the individual's subjective straight ahead position relative to the target in the dark after donning the prisms. The average effect was 109% (right prisms: 103%; left prisms: 114%), without significant differences between right- and left-shifting prisms. In the bright laboratory, the direct effect was on average 83% (right prisms: 80%; left prisms: 86%) without significant differences between right- and left-shifting prisms.

We fitted the adaptation curves of the individual participants by means of exponential functions of the following form, $f(x) = ae^{bx} + c$. To verify whether or not the exponential decays differ, we compared the fitted values of b . None of the data shown in Figures M1.3 and M1.4 yielded significant differences between the pairs of conditions compared in these figures (two-sided t-test for unpaired samples).

A possible explanation for the effect of body rotation relies on the fact that pointing to eccentric targets without feedback, that is with the table depth extended so far that the finger cannot be seen even at the end of the movement, yields an “undershoot” of movements for eccentricities above around 8°, that is, 8° lateral target distance from the body midline for left-shifting prisms (Pochopien, Stemmler, Spang, Nguielefack, & Fahle, 2013). This “undershoot” should (almost) disappear after body rotation since arm movements will be less “eccentric.” The influence of illumination, over all conditions is, on average 3.9°, while that of body position or rotation is 4.8° (Table M1.1), indicating a similar importance of both factors.

Our aim was to find a condition that produces a complete initial effect, that is, a pointing error corresponding to the optical power of the prisms. Therefore, we did not counterbalance between central and rotated chair positions. It is reassuring that our results for central chair position correspond closely to those of an earlier study on prism adaptation in the dark without chair rotation (Rock, Goldberg, & Mack, 1966).

From our results, we conclude that the initial effect of prisms is (at least) as large as to be expected from the optical quality of the prisms when tested in an adequate way. But under standard experimental conditions, information and knowledge about room structure in general (such as perspective) and about the room at hand will decrease the size of the mispointing, to about half of prismatic power as does the fact that eccentric positions in general tend to be underestimated (Parise, Spence, & Ernst, 2012). This finding agrees with assumptions of Rock,

Goldberg and Mack (1966). Hence we conclude that in the future, we do not have to worry about the fact that the direct effect is so much smaller than the optic shift induced by the prismatic glasses, but we must be aware that the size of the direct effect and hence our results may rely on a number of factors such as the exact type of glasses employed (sunglass-type vs. diver-type), the structure of the experimental chamber, and body orientation or target eccentricity.

MANUSKRIFT 2

12. On the mechanics of immediate corrections and aftereffects in prism adaptation

Klaudia Pochopien

Department of Human-Neurobiology, University of Bremen, Germany

Karoline Spang

Department of Human-Neurobiology, University of Bremen, Germany

Torsten Stemmler

Center for Translational & Clinical Research Aachen (CTC-A) and

Department of Medical Informatics, RWTH University of Aachen, Germany

Manfred Fahle

Department of Human-Neurobiology, University of Bremen, Germany

Submitted

12.1 ABSTRACT

Prisms laterally shifting the perceived visual world cause arm movements to deviate from intended targets. The resulting error – the direct effect - both for pointing and throwing movements, usually corresponds to only around half of the prism’s optical power due to an “immediate correction effect”. Only in the dark, the direct effect amounts to the prism’s full optical power. We find that the immediate correction effect is associated with trunk rotation and/or a subconscious head and eye rotation. These correcting body movements seem to be induced only by prism induced shifts in a rich visual environment and hence take place in the light but not in the dark. They correspond to the difference between the direct effect and the optical power of the prisms and seem to cause the immediate correction effect. In addition, we find that the aftereffect after removing the prisms can be predicted relatively well by the sum of adaptation for hand proprioception and change in subjective visual straight ahead, or gaze direction (“visual adaptation”).

12.2 INTRODUCTION

Eye-hand coordination is essential for daily interactions with the environment, for example reaching towards an object, using tools, opening the door or grasping for a cup of coffee (Baraduc & Wolpert, 2002). Eye-hand coordination thus requires one of the most important and complex sensory-motor systems in the human body (Crawford, Medendorp, & Marotta, 2004). To produce a correct motor command, signals from the visual system regarding the localization of objects as well as informations from the proprioceptive system regarding arm/hand position are required (Baraduc & Wolpert, 2002; Crawford, Medendorp, & Marotta, 2004). The sensory-motor system quasi-automatically adjusts to many changes when using tools or wearing prisms (Baraduc & Wolpert, 2002; Guan & Wade, 2000; Hatada, Rossetti, & Miall, 2006; Redding & Wallace, 1997; Rossetti, Koga, & Mano, 1993; Taub & Goldberg, 1973). Prism glasses shift vision in the direction of the prismatic shift (Baraduc & Wolpert, 2002; Redding & Wallace, 2006; Taub & Goldberg, 1973) while proprioception stays unchanged. This leads to a discrepancy between the seen versus felt position of the arm and to mispointing in the direction of the prismatic shift (direct effect) which is consciously perceived during movements. The initial mislocalization induces adaptive changes during repeated movements during unrestricted view of the movements (adaptation) (Bornschlegl, Fahle, & Redding, 2012; Efstathiou, 1969; Hay & Pick, 1966; Redding & Wallace, 1990; Redding & Wallace, 1993). After removal of the prism glasses, a pointing error in the direction opposite to the prismatic effect appears (aftereffect) (Guan & Wade, 2000; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Taub & Goldberg, 1973). The pointing error disappears gradually within a few movements without prisms (readaptation).

Horizontally shifting prisms induce initial mispointing that amounts, however, to only half the size expected on the basis of the prism's optical power, due to an immediate correction effect (Melamed, Beckett, & Wallace, 1978; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2003; Redding & Wallace, 2004). Earlier, we found that in the dark and after elimination of an "eccentricity bias", the prism effect corresponds to the optical power of the prisms, that is, the immediate correction effect disappears for pointing movements (Pochopien & Fahle, 2015). Please note that in the last century, the term "(immediate) correction effect" was used in a different sense. Then, researchers measured the alignment of a spot of light to the subjective straight ahead direction under prismatic viewing and calculated the immediate correction effect as the difference between the expected and measured deviation for this spot of light rather than by pointing movements as we do (Rock, Goldberg, & Mack, 1966; Melamed, Wallace, Cohen, & Oakes, 1972; Melamed, Beckett, & Wallace, 1978; Wallace, Melamed, & Cohen, 1973; Wallace, Melamed, & Kaplan, 1973). Their typical finding when comparing experiments in the light versus in the dark was that participants wearing prisms positioned a spot of light significantly farther eccentric in the dark than in the light that is, the immediate correction effect for this type of measurement that tests gaze rather than head movements is also smaller in the dark. As defined

above, we consider as the immediate correction effect the difference between mispointing to a target and the optical effect of the prisms, and there seem to be no data available for this measurement and neither an explanation of the lack of the immediate correction effect in the dark in general.

Several components can contribute to prism adaptation, especially changes in perceived arm position, perceived head position and perceived eye position, both for pointing and throwing movements (Bornschlegl, Fahle, & Redding, 2012; Harris, 1963; Harris, 1965; Hatada, Rossetti, & Miall, 2006; Redding & Wallace 2008; Redding & Wallace, 2009). We tested these components individually during prism adaptation in the dark. The results confirmed that the immediate correction effect disappears under appropriate dark conditions. We find that this disappearance of the immediate correction effect in the dark is associated with a lack of subconscious head and eye rotation which are present in the light for both, pointing and throwing movements and that these movements correspond in size to the immediate correction effect.

12.3 METHODS

12.3.1 ETHICAL STATEMENT

The study was approved by the local ethics committee of the University of Bremen. The participants were informed about the aim and the procedure of the study, were treated in accordance with the Declaration of Helsinki (2008) and signed a written consent prior to the study. Participants were paid for participation and were free to withdraw from the study at any time.

12.3.2 PARTICIPANTS

Seventy-three participants, aged between 18 and 30 years, took part in three experiments. All were employees or students of the University of Bremen. Inclusion criteria of participants were: right-handedness, normal or corrected-to-normal visual acuity (20/20; only contact lenses allowed) (Freiburger Visual Acuity Test; Bach, 1996), normal stereopsis (Lang Stereo Test; Lang, 1983), no previous exposure to prism adaptation, and pupillary distance between 54 and 64 mm (Auto-Refractometer; NIDEK ARK-700). In addition, eye dominance was tested. In Experiment 1, two groups of participants were investigated in the experiment. In group 1 (right prisms), 25 participants (14 female, 11 male; $M = 24.3$ years, $SE = 0.88$) participated in an experiment on pointing respectively throwing (two subexperiments) in the light, while in group 2 (left prisms), 12 additional participants (5 female, 7 male; $M = 23.9$ years, $SE = 1.04$) were investigated. Experiment 2 tested one group of 28 participants (23 females, 5 males; $M = 22.9$ years, $SE = 0.54$) in a darkend room with two different chair positions: rotated right and central (in

counterbalanced order). In Experiment 3, eight additional participants (7 females, 1 male; $M = 25.3$ years, $SE = 1.24$) took part in experiments under two different room light conditions: dark and light (counterbalanced order).

12.3.3 EXPERIMENT 1: POINTING VERSUS THROWING

12.3.3.1 EXPERIMENTAL SET-UP FOR POINTING

In the pointing part of Experiment 1 participants sat at a table 99.5 cm high, 110 cm wide and 57 cm deep (shortened table) (Figure M2.1a) or 76 cm deep (extended table) (Figure M2.1b). The chair was 43 cm high, with a rotary function. A chin rest kept head-target distance at 510 mm. During terminal feedback, only around 4 cm of the forefinger were visible at the end of each pointing movement under the opaque table top (Figure M2.1a), while the finger was never seen in the no feedback condition (Figure M2.1b). A red target was mounted on the central target (target transmitter). Miniature ultrasound transmitters (Zebris System) allowed to track the position and the trajectory of the forefinger.

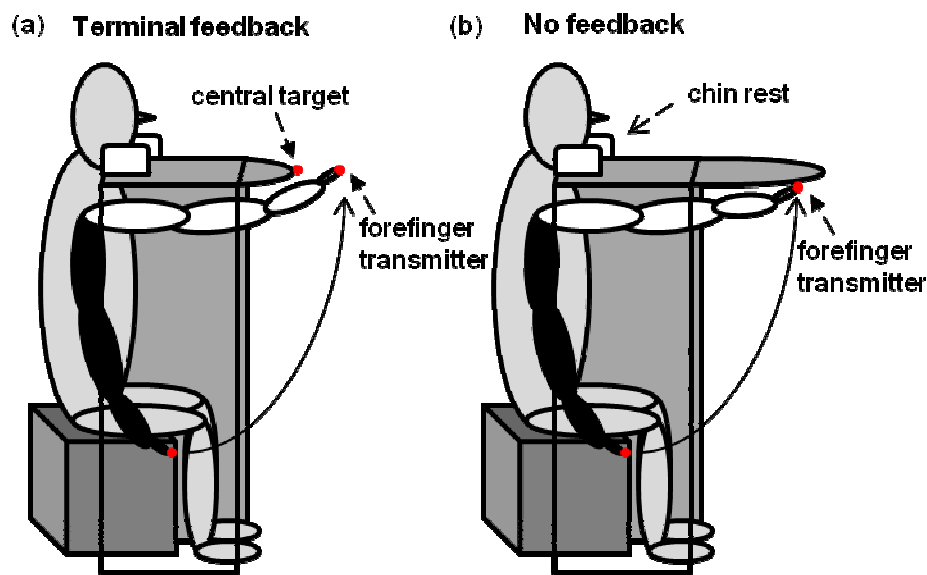


Figure M2.1. Schematic illustration of a participant executing a pointing movement towards (a) the central target with terminal feedback; (b) straight ahead without feedback. The black arm describes the starting position, the white arm the movement endpoint. The red dots depict the central target and the finger transmitter.

Participants wore a forehead strap with a laser pointer whose beam indicated the subjective head straight ahead position (HS) on a projection screen behind the participants, recorded by a digital camera (Figure M2.2). For group 1, right-shifting prisms (Carl Zeiss, Oberkochen/Germany), with a circular shape ($\varnothing = 35$ mm) and an optical center distance of 59 mm served for prism adaptation, while for group 2 left-shifting prisms, with a oval shape ($\varnothing = 45$

mm) and an optical center distance of 64 mm were used. The prismatic effect of the glasses was for the right-shifting prisms 25.4 prism dioptres [cm/m], corresponding to a visual shift of 14.2° and for the left-shifting prisms 25.8 prism diopters [cm/m] inducing a visual shift of 14.5° .

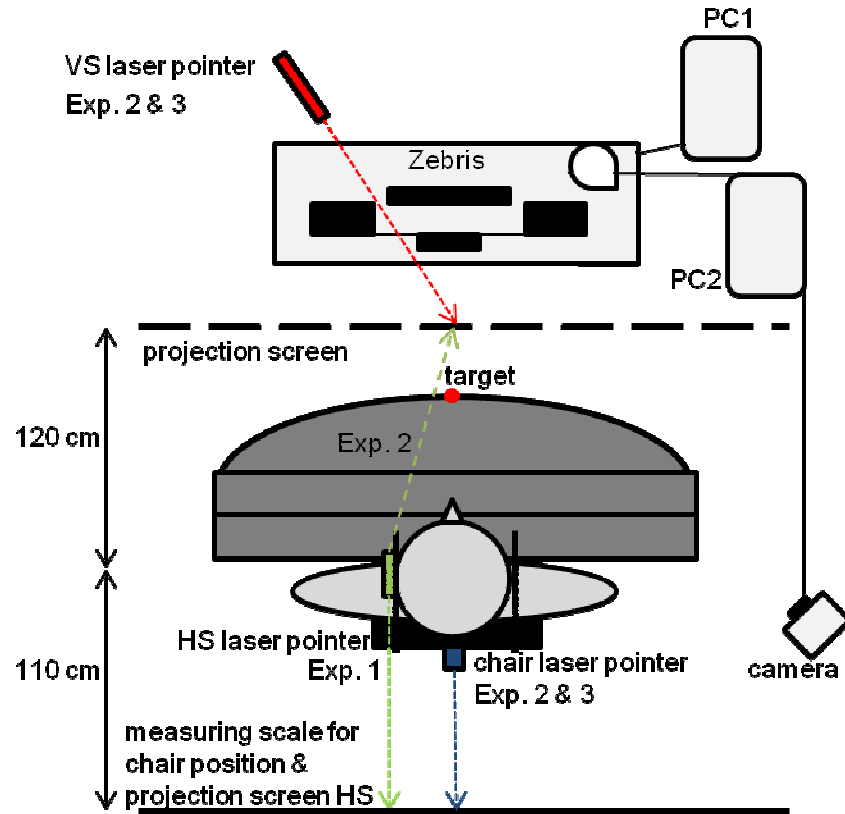


Figure M2.2. Schematic illustration of the test set-up. The participant's head is in a chin rest. A laser pointer (blue; Exp. 2 & 3) mounted on the chair projects to a measuring scale (black line) behind the participant. White projection screens behind (black line; Exp. 1) and in front of (dashed line; Exp. 2) the participant receive beams of the head laser pointer (green) and of the visual straight ahead movable laser pointer (red; Exp. 2 & 3) respectively.

12.3.3.2 PROCEDURE FOR POINTING

Participants were donned the prisms and asked to look around in the laboratory for two minutes. Subjective head straight ahead and subjective total straight ahead – that is the direct effect - were measured before (pretest) and after both the adaptive interval (before arm movements; first intervaltest) and after proper prism adaptation (second intervaltest; results not presented).

To measure the subjective head straight ahead, participants aligned the felt head position with their shoulders (eyes closed and lights off), the forehead strap laser pointer then indicated head rotation angle (two readings) (Redding & Wallace, 2004).

To measure subjective total straight ahead, the table was extended and lights were switched on. Participants performed two pointing movements with open eyes towards the central target without visual feedback (Redding, Clark, & Wallace, 1985; Redding & Wallace, 2004; Redding & Wallace, 2009).

12.3.3.3 EXPERIMENTAL SET-UP & PROCEDURE FOR THROWING

In the throwing part of Experiment 1 participants had to throw softballs (24 g, 5.0 cm diameter) towards a visual target on a 1.5 m x 1.5 m wide wall (Figure M2.3). The target was a black spot (2.0 cm diameter) attached to the wall at a height of 156 cm. Participants stood upright with their mid-sagittal plane aligned with the wall at a viewing distance of 200 cm. With unrestrained head, subjects saw the target under daylight illumination. The wall was layered with Velcro material and the softball adhered to the wall after each throw. A laser pointer attached centrally on the participants' head was directed towards the wall to measure the subjective head straight ahead. Data were recorded by a digital camera. The prisms employed and the sequence of testing matched that of the previous experiment.

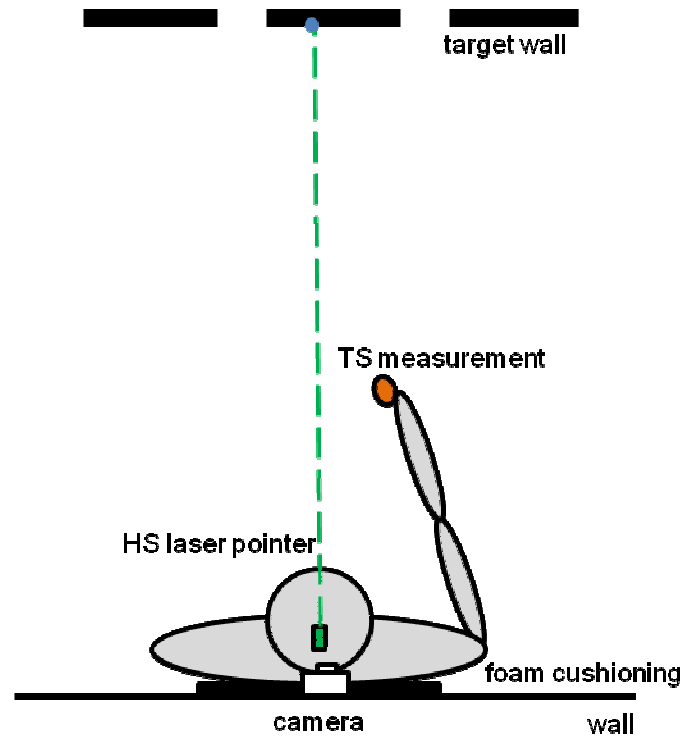


Figure M2.3. Schematic illustration of the test set-up. The participant stood at a wall (black line) with the back at a foam cushioning. The blue dot indicates the central target position (0°). The target wall (black dashed line) in front of the participant received beams of the head laser pointer (green) as well as balls for measuring the total straight ahead (orange).

12.3.4 SET-UP & PROCEDURE FOR EXPERIMENT 2: CENTRAL VERSUS ROTATED CHAIR IN THE DARK

12.3.4.1 EXPERIMENTAL SET-UP

Two chair positions were employed rather than only the central one as in Experiment 1: a) central at 0° and b) chair rotated right until the individual participant felt that the target was straight in front of them while wearing right-shifting prisms. Rotation was on average 8.7° ($SE = 0.28$). To provide visual feedback in the dark, a diode was attached on the central target and a second diode plus a transmitter at the forefinger (Figure M2.1). A laser pointer mounted on the back side of the chair pointed towards a measuring scale located behind the participants, a second laser pointer pointed towards the projection screen in front of the table. It allowed to measure the chair rotation as well as the position of the eyes. Head laser pointer was orientated on a projection screen in front of the table (Figure M2.2).

12.3.4.2 PROCEDURE

Experiment 2 consisted of a sequence of adaptations and readaptations in the dark with the chair either rotated right or else central (0°) (Figure M2.4a & M2.4b). In addition to the measurement of the subjective head straight ahead as performed in Experiment 1, we measured subjective visual straight ahead, subjective proprioceptive straight ahead for the right arm (PS) and in a subgroup of 14 observers also for the left arm (intermanual transfer; IT) without feedback and with central chair (Figure M2.4c) (see supplementary material Table M2.S7). For the visual straight ahead test that tested gaze direction participants had to indicate when the spot of a laser pointer, starting at a lateral position on the projection screen and moving horizontally appeared to be located exactly straight ahead in the dark (in the center of their visual field), without wearing prism glasses (Redding, Clark, & Wallace, 1985; Redding & Wallace, 2004; Redding & Wallace, 2009). The head was positioned straight ahead in the chin rest. Each trial consisted of five movements, with endpoints documented by a digital photo. The proprioceptive straight ahead was measured with the table extended (no visual feedback) and the participant's eyes were closed. With their head in the chin rest participants performed five slow pointing movements to their subjective straight ahead position (median line of the body) with the right arm (or else with the left arm for intermanual transfer) (Redding, Clark, & Wallace, 1985; Redding & Wallace, 2004; Redding & Wallace, 2009).

During adaptation and readaptation, participants performed up to 60 rhythmic pointing movements in the dark at a frequency of around 0.37 Hz (~ 2.7 seconds per movement) towards the red central target (0°) and back. Each participant was tested twice (rotated right chair and central chair) in counterbalanced order.

After adaptation the prism glasses were removed, and the first posttests were performed similarly to the pretests. During readaptation without prisms, the chair and head positions stayed as in the corresponding adaptation tasks. A second posttest similar to the pretest/first posttest was performed after readaptation (results not presented).

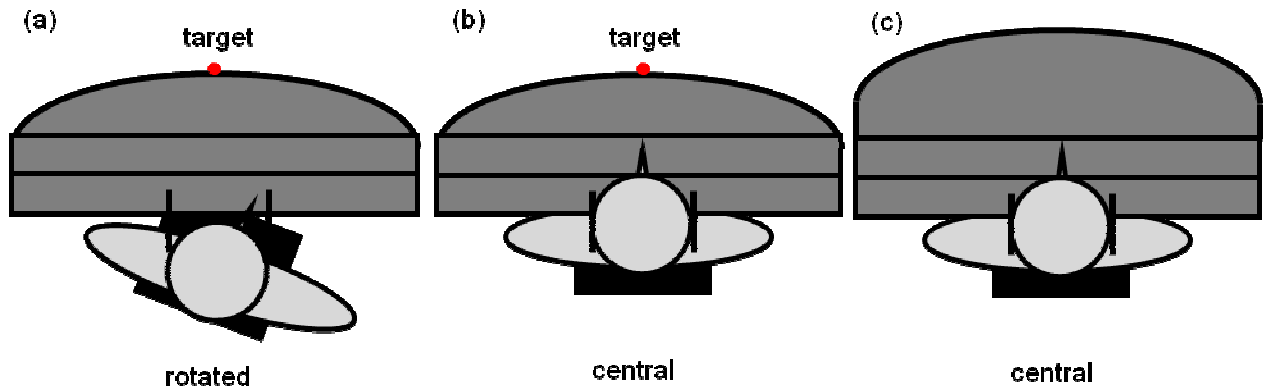


Figure M2.4. Schematic illustration of the chair positions: (a) prism shift and chair rotation to the right with terminal feedback; (b) prism shift to the right and central chair position with terminal feedback; (c) central chair to measure the adaptive components, the table was extended, hence no feedback.

12.3.5 SET-UP & PROCEDURE FOR EXPERIMENT 3: LIGHT VERSUS DARK CONDITION

12.3.5.1 EXPERIMENTAL SET-UP & PROCEDURE

The experimental set-up (Figure M2.2) changed relative to Experiment 2 in the following way: Participants were tested twice, counterbalanced between the dark and light conditions, with terminal feedback and always with rotated chair position right by on average 8.4° ($SE = 0.20$) in dark and 5.7° ($SE = 0.22$) in light (Figure M2.1a & M2.4a). Adaptation and readaptation involved either 30, 60 or 90 pointing movements. Subjective visual straight ahead was measured twice a) with prism glasses on directly after adaptation (VS (glasses)) and b) as in Experiment 2 without prism glasses (VS); both conditions without feedback and with central chair (Figure M2.1b & M2.4c) (Table M2.S16).

12.3.6 ANALYSIS

12.3.6.1 DATA ANALYSIS POINTING

The Zebris system (Zebris Medical, Isny/Germany) recorded the trajectory of the pointing movements in three dimensions, which were analyzed by means of a Matlab program developed in-house and which determined the first extremum of the finger's trajectory. Another Matlab program analyzed the position of the laser spots. Results were verified manually by the experimenter and t-tests were employed.

12.3.6.2 DATA ANALYSIS THROWING

Data were collected through photos of a digital camera and analyzed with software developed in-house based on Matlab. Results were tested statistically using t-tests.

12.4 RESULTS

12.4.1 EXPERIMENT 1: POINTING VERSUS THROWING

Results of the felt head and arm positions for straight ahead are shown and statistically analyzed after baseline-correction. This means that individual baseline measurements (pretest) were subtracted from the corresponding measurement recorded after adaptive interval (first intervaltest). Positive values indicate a shift in the direction of the prismatic shift; negative values a deviation in the direction against the prismatic shift.

Figure M2.5a shows the averaged results of the head straight ahead and the straight ahead for pointing and throwing in the first intervaltest (after adaptive interval) for right-shifting prisms. For both conditions (pointing and throwing) the results of head straight ahead and total straight ahead (that is the direct effect before adaptation) deviate significantly from zero in the direction of the prismatic shift (one-sided t-tests) (Tables M2.S1 & M2.S2).

Results differ between pointing and throwing (two-sided t-test for paired samples) for both head straight ahead and total straight ahead (Table M2.S3). Head rotation was significantly larger for pointing than for throwing for the right-shifting prisms (Figure M2.5a). This means that to fixate the target, eyes had to be in a more eccentric position during throwing than during pointing. The direct effect was significantly larger for throwing than for pointing for these prisms, indicating a certain relation between head rotation on one side and size of the immediate correction effect on the other side.

Figure M2.5b depicts results for left-shifting prisms which show significant differences from zero for all tests (one-sided t-test) (Tables M2.S4 & M2.S5). Results did not differ significantly between pointing and throwing (two-sided t-test for paired samples) (Table M2.S6).

The results for the subjective total straight ahead as measured by pointing towards the target (the direct effect) represent the sum of visual and hand proprioceptive changes when putting on prisms but before visual feedback.

The sum of the direct effect and subjective head straight ahead (mispointing to target (TS) + head rotation (HS)) corresponds rather closely to the optical power of the prisms (difference significant only for throwing with right-shifting prisms) (Table M2.1) and hence head rotation corresponds well to the immediate correction effect!

Table M2.1. Results and statistical comparison of the sum of HS and TS, for the pointing resp. throwing condition, after adaptive interval in bright laboratory, while wearing right- resp. left-shifting prisms. Two-sided t-test against the prism's optical power.

Conditions	Mean [°]	SE[°]	t-value	p-value
HS + TS, pointing, Interval 1, right	14.18	0.60	-0.03	0.974
HS + TS, throwing, Interval 1, right	16.32	0.69	3.08	0.005*
HS + TS, pointing, Interval 1, left	-15.29	0.64	-1.25	0.238
HS + TS, throwing, Interval 1, left	-16.35	2.44	-0.76	0.472

Note: HS: head straight ahead; TS: total straight ahead; Interval 1: collected after adaptive interval (pointing or throwing); Right: right prisms; Left: left prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *.

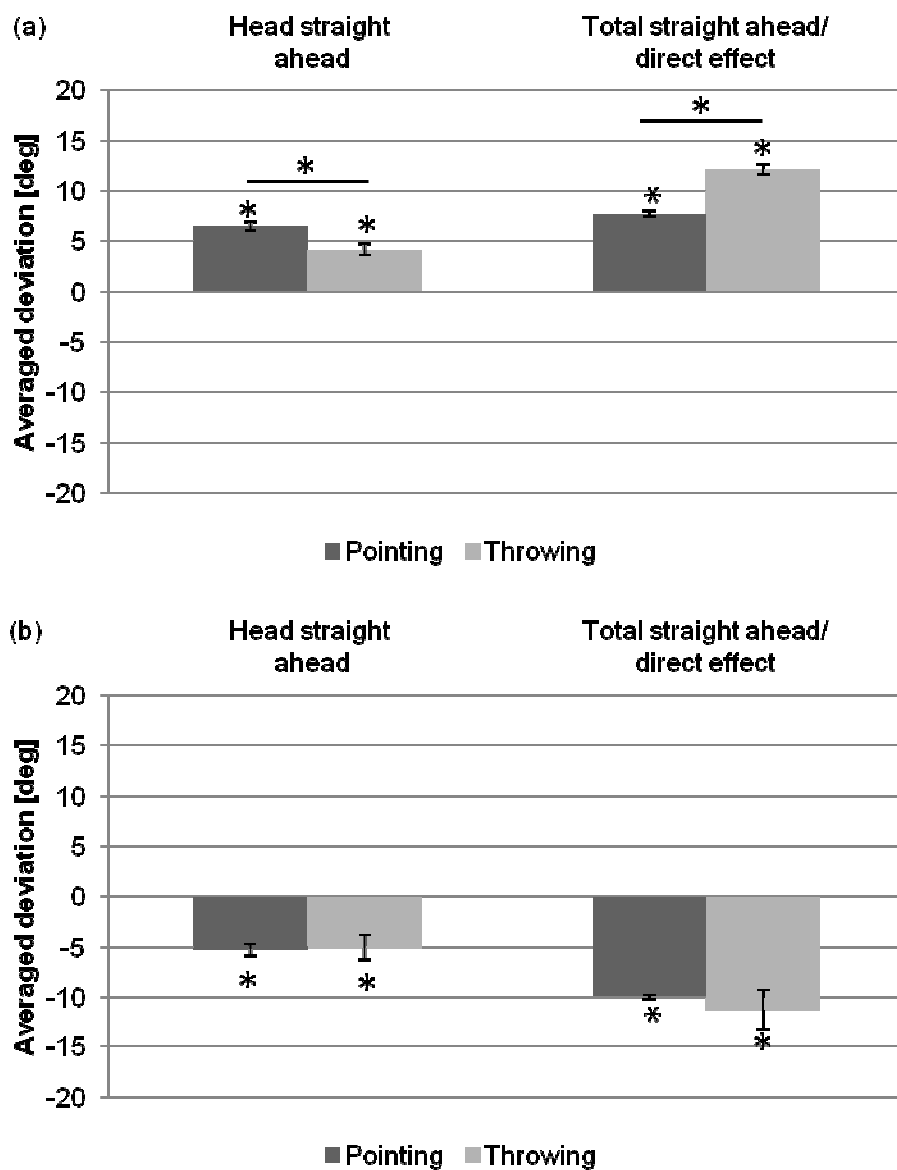


Figure M2.5. Adaptive components after adaptive interval (before adaptive movements) in light (first intervaltest): with (a) right-shifting prisms & (b) left-shifting prisms on. Bars indicate the averaged group results for head straight ahead and total straight ahead. Error bars indicate SEs. Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$); asterisks with bars indicate significant differences ($p < 0.05$) between pointing and throwing.

12.4.2 EXPERIMENT 2: CENTRAL VERSUS ROTATED CHAIR IN THE DARK

We compared the direct effect, the aftereffect as well as adaptation of these adaptive components for central versus rotated chair positions, in the dark. In addition, we tested intermanual transfer.

12.4.2.1 DIRECT EFFECT: CENTRAL VERSUS ROTATED CHAIR POSITION

Figure M2.6a shows the averaged pointing errors during adaptation. For both conditions the initial pointing error (direct effect) was about the size of the prismatic shift (14.2°). For the rotated chair condition in darkness it closely matched the optical shift of the prisms (100%) (difference not significant) while with central chair condition the direct effect amounted to only 82% (significantly different from 100%) (Tables M2.2, M2.S8 & M2.S9) in line with previous results (Pochopien & Fahle, 2015). Deviation decreased with subsequent pointing movements. The initial pointing error was significantly larger by 2.65° for the rotated chair condition than for the central chair condition (two-sided t-test for paired samples) (Table M2.S10).

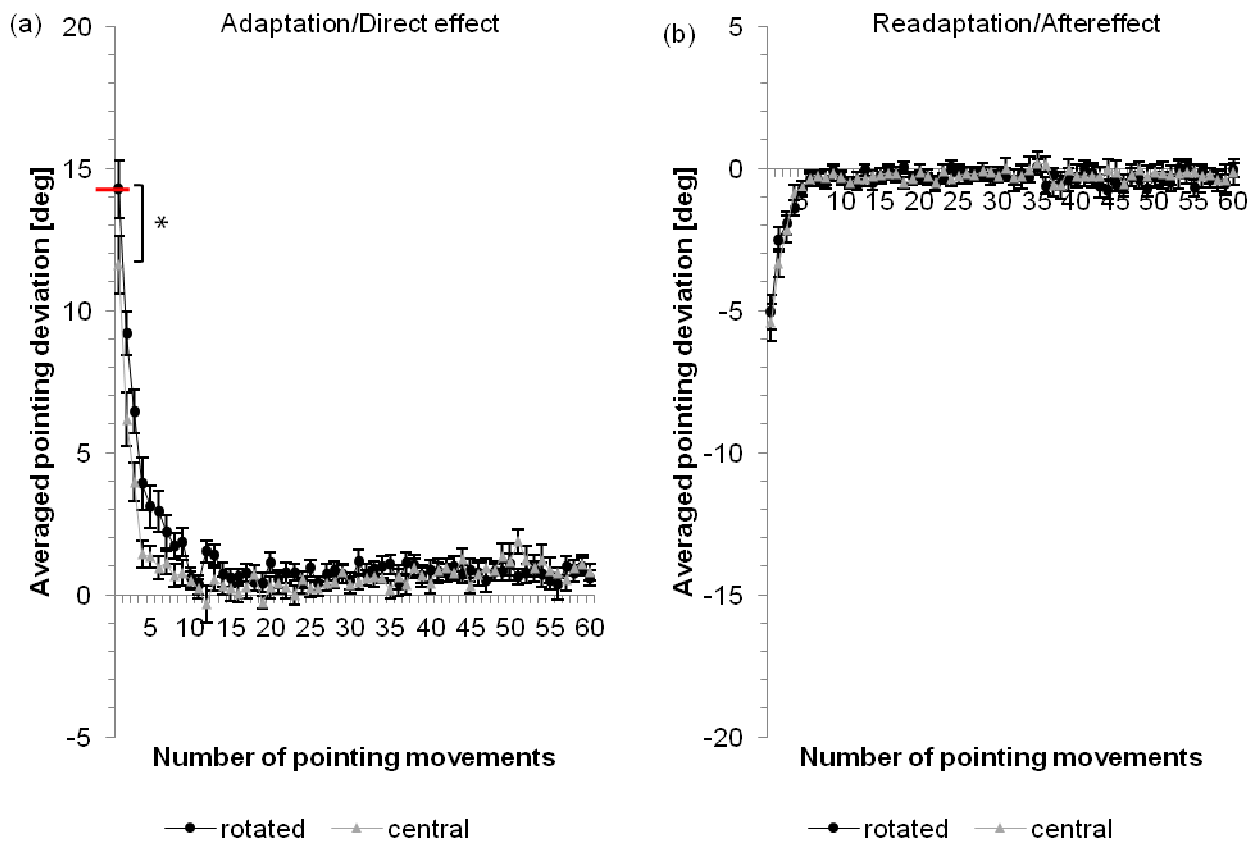


Figure M2.6. (a) Prism adaptation and direct effect; (b) Readaptation and aftereffect. Black dots (rotated chair) show the averaged results for the rotated chair position and grey triangles (central chair) the averaged results for the central chair position. Error bars denote SEs. Y-axis: horizontal deviation of the averaged pointing movements from the central target ($y=0$). X-axis: number of pointing movements performed. The asterisk with bar indicates a significant difference ($p < 0.05$) of the first movement between central and rotated chair condition.

Table M2.2. Comparison between direct effect and prismatic power, during adaptation in dark laboratory, while wearing right-shifting prisms. One-sided t-test against 100 percent.

Conditions	Direct Effect [%]	SE [%]	t-value	p-value
DE, rotated, right	100	7	0.06	0.478
DE, central, right	82	7	-2.57	0.008*

Note: DE: direct effect. Rotated: chair position to the right; Central: central chair position; Right: right prisms. Averaged values of 28 participants. Behavioral results are converted into percent of prismatic power. Significant results ($p < 0.05$) are marked with *.

12.4.2.2 AFTEREFFECT: CENTRAL VERSUS ROTATED CHAIR POSITION

Figure M2.6b shows the averaged pointing errors during readaptation. For both conditions (central and rotated chair) a significant aftereffect in the direction opposite to the prismatic shift appeared (central: 38%; rotated: 36%) (one-sided t-test against zero) (Tables M2.S11 & M2.S12) which decreased with subsequent pointing movements. The aftereffect did not differ significantly between central and rotated condition (two-sided t-test for paired samples; Table M2.S10).

12.4.2.3 ADAPTIVE COMPONENTS: CENTRAL VERSUS ROTATED CHAIR POSITION

Figure M2.7 shows the averaged results of subjective head, eye and right arm straight ahead direction for all 28 participants as well as the results for the left arm position for 14 participants after adaptation (first posttest), for both rotated and central chair position after removing the prisms (aftereffects). In the dark, subjective straight ahead of the head did not change significantly from zero (one-sided t-test). The subjective visual straight ahead (fixation direction) adapted significantly in the direction of the prismatic shift for rotated chair position, whereas in the central chair position only a trend was found. The most pronounced significant adaptation occurred for felt arm position (right arm) in the direction opposite to the prismatic shift (that is to the left) under both chair conditions. The subjective left arm position deviated significantly to the right; in the rotated condition while not in the central condition (Tables M2.S13 & M2.S14), indicating a complete lack of intermanual transfer.

Two-sided t-tests for paired samples indicate no significant differences between the adaptive components for the rotated versus central condition (Table M2.S15).

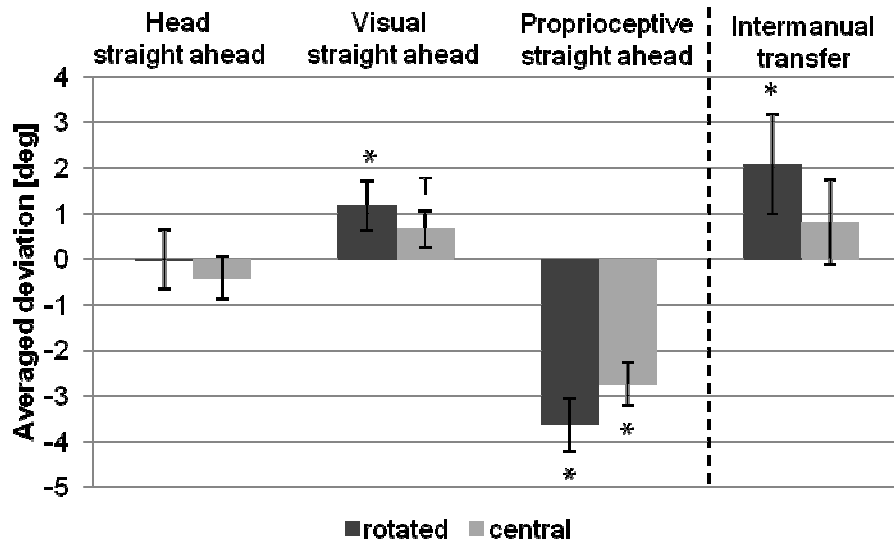


Figure M2.7. Adaptive components after prism adaptation in the dark (aftereffects) without prisms. Dark bars: adaptation with rotated chair; light bars: adaptation with central chair. Bars indicate the averaged group results for subjective head straight ahead, visual straight ahead, proprioceptive straight ahead and intermanual transfer. Error bars indicate SEs. Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$), Ts indicate trends ($p < 0.1$).

The sum of changes in subjective visual straight ahead and proprioceptive straight ahead corresponds relatively well to the size of the aftereffect (difference significant only for the central position; two-sided t-test for paired samples) (Table M2.3).

Table M2.3. Results and statistical comparison of the sum of VS and PS vs. the aftereffect, after adaptation resp. during readaptation in dark laboratory, while wearing right-shifting prisms. Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	Mean VS + PS [°]	SE VS + PS [°]	Mean AE [°]	SE AE [°]	t-value	p-value
dark, rotated, right	-4.80	0.71	-5.07	0.62	0.32	0.752
dark, central, right	-3.40	0.55	-5.41	0.64	2.68	0.013*

Note: VS: visual straight ahead (inverted); PS: proprioceptive straight ahead; AE: aftereffect; Rotated: rotated chair position; Central: central chair position; Right: right prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *.

12.4.3 EXPERIMENT 3: LIGHT VERSUS DARK CONDITION

We compared the direct effect, the aftereffect as well as the visual straight ahead for two different light conditions and different amounts of adaptation, always with rotated chair.

12.4.3.1 DIRECT EFFECT

Figure M2.8 shows averaged pointing movements for 30, 60 and 90 pointing movements performed in the dark (Figure M2.8a) as well as light conditions (Figure M2.8c). Similar initial pointing errors (direct effects) in the direction of the prismatic shift and around the size of the

prismatic shift (14.2°) emerge for all three dark conditions. As in Experiment 2 (Table M2.2) the comparison of the direct effects with the actual prismatic power of 14.2° shows an almost complete first pointing error in the dark for 30 and 60 pointing movements (not significantly different from 14.2°) while a trend for 90 pointing movements exists. This is not true for the results collected in the light. Here the initial pointing error is significantly smaller than 100% for all conditions (one-sided t-test against 100) (Tables M2.4, M2.S17 & M2.S18). In the dark the direct effect amounts to between 83% and 86% of the optical shift of the prisms, while in the bright laboratory it is only between 71% and 72% (Table M2.S17).

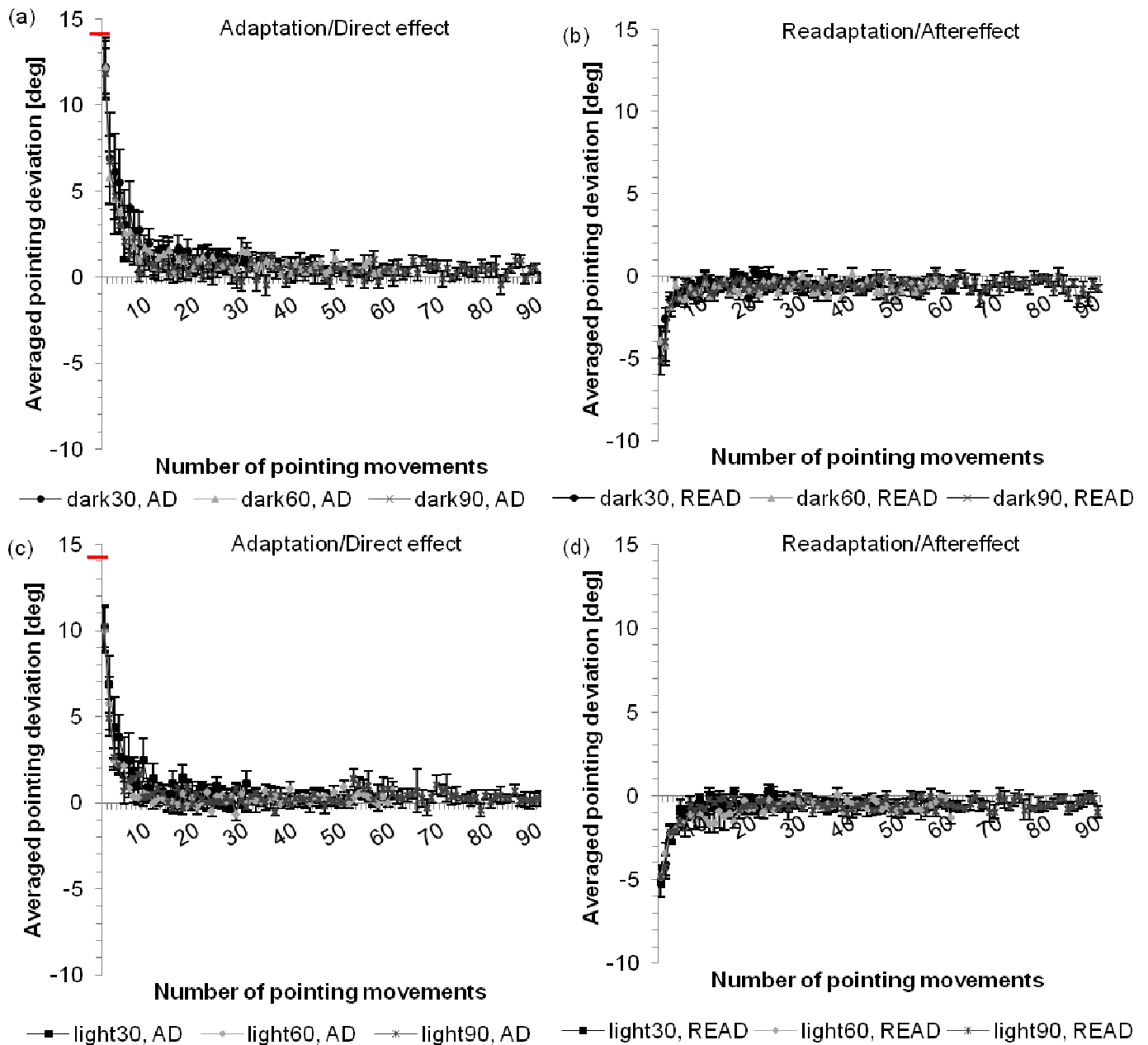


Figure M2.8. (a) & (c) Prism adaptation and direct effect; (b) & (d) Readaptation and aftereffect. Dots/triangles/crosses show the averaged results for 30/60/90 pointing movements in dark and squares/rhombus/stars the averaged results for 30/60/90 pointing movements in light. Error bars denote SEs.

Table M2.4. Comparison between direct effects for 30, 60 and 90 pointing movements and prismatic power, during adaptation in dark resp. bright laboratory, while wearing right-shifting prisms. One-sided t-test against 100 percent.

Conditions	Direct Effect [%]	SE [%]	t-value	p-value
DE, dark30, right	86	12	-1.16	0.143
DE, dark60, right	86	11	-1.33	0.114
DE, dark90, right	83	10	-1.62	0.075 ^T
DE, light30, right	71	9	-3.16	0.008*
DE, light60, right	71	9	-3.18	0.008*
DE, light90, right	72	9	-3.26	0.007*

Note: DE: direct effect; Dark: adaptation in dark laboratory; Light: adaptation in bright laboratory; for the conditions 30, 60 and 90 movements; Right: right prisms. Behavioral results are converted into percent of prismatic power. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

12.4.3.2 AFTEREFFECT

Figure M2.8 depicts the initial pointing errors during readaptation for both conditions (dark and light) for 30, 60 and 90 pointing movements. In the dark (Figure M2.8b) as well as in the light condition (Figure M2.8d), the aftereffect differed significantly from zero (one-sided t-test) and decreased with further pointing movements (Tables M2.S19 & M2.S20). In the dark the aftereffects were between -28% and -37%, while between -34% and -36% in the light (Table M2.S19).

12.4.3.3 VISUAL STRAIGHT AHEAD

Figure M2.9 shows the baseline-corrected and averaged results for the visual straight ahead measurement *with* glasses versus *without* glasses, for dark and light conditions (Table M2.S21). The visual straight ahead *with* glasses on is slightly smaller than the prismatic optical power (significant; one-sided t-test against 14.2°) (Table M2.S22) under both dark and bright conditions. This difference from the prismatic optical power, at 2 to 4 degrees, corresponds roughly to the amount of proprioceptive adaptation as found in the second Experiment (Figure M2.7; proprioceptive straight ahead).

Visual straight ahead *without* glasses under dark conditions showed only a trend for 30 pointing movements in the direction of the prismatic shift. Under light conditions, subjective straight ahead adapted significantly for 30 and 60 pointing movements (one-sided t-test) (Table M2.S23).

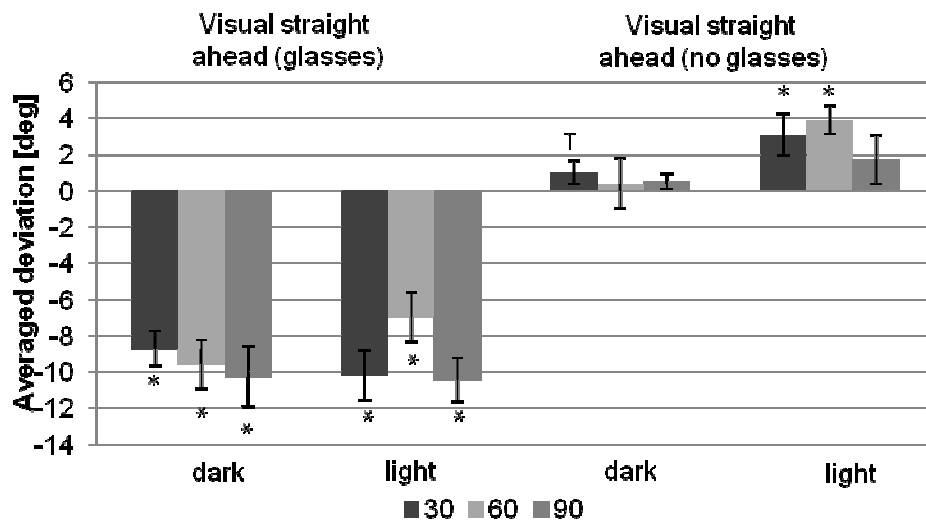


Figure M2.9. Visual straight ahead for the dark and light subgroup after adaptation with right-shifting prisms (posttest). Dark grey bars (after 30 pointing movements), light grey bars (after 60 pointing movements), medium grey bars (after 90 pointing movements) indicate the averaged group results for the visual straight ahead. Error bars indicate SEs. Visual straight ahead (glasses) was measured directly after adaptation while wearing prisms and subsequently without prisms. Asterisks indicate significant differences ($p<0.05$), Ts indicate trends ($p<0.1$).

12.5 DISCUSSION

To assess the influence of prisms in our experiments, one has to keep in mind that the optical shift of the prisms is immediately compensated by eye movements that ensure that the visual target's image falls still on the foveola. This means that the eyes are at an eccentric position which is usually disagreeable. Hence, participants tend to rotate their head or else their whole body (if possible, i.e. under the rotated chair position) to decrease eccentric eye position.¹

12.5.1 TEST OF HYPOTHESIS: NO HEAD ROTATION IN THE DARK

We investigated the causes underlying the immediate correction effect, i.e. the fact that mispointing and misthrowing of participants wearing prisms is only about half the size to be expected on the basis of the prism's optical power (Melamed, Beckett, & Wallace, 1978; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2003; Redding & Wallace, 2004). Based on a previous investigation (Pochopien & Fahle, 2015) we supposed that the immediate correction effect relies on some (subconscious) spatial memory components of participants about the

¹ A second reason for the head rotation is the fact that the hand initially appears even further in the periphery than the target. Due to the prism effect, the target appears as eccentric (while being straight ahead). The endpoint of the ensuing hand movement towards this apparently eccentric position appears to end even further eccentric due to the optical prism shift. Over time, the hand movements adapt and hence the eccentricity of the hand's movement endpoints decreases.

structure of the room and their own body position that may trigger postural adjustment to a shifted visual environment. When these informations are removed in a dark room, the immediate correction effect (almost completely) disappears and the mispointing corresponds to the optical power of the prisms (Pochopien & Fahle, 2015).

Our specific hypothesis based on informal observations of participants and some hints in the literature was that when wearing prisms, participants perform subconscious head and eye rotations to partly compensate the prismatic shift. Previous informal reports on changes of head rotation and/or of changes in subjective visual straight ahead can be found in a number of older papers (Harris, 1965; Rock, Goldberg, & Mack, 1966). However, we are not aware of any measurements correlating head orientation with the immediate correction effect.

The lack of immediate correction effect in the dark condition suggests that this subconscious body adjustment might not occur in the dark, and therefore, the immediate correction effect disappears. Moreover, we expected that under experimental conditions leading to a smaller head rotation than for pointing even in the light, the immediate correction effect would be smaller and hence the direct effect would be larger. The first experiment therefore measured head position for both pointing and throwing under prisms. These conditions differ in the amount of subconscious head rotation. We indeed find a subconscious head rotation corresponding in size roughly to the immediate correction effect, differently for pointing versus throwing.

In the second experiment, we measured head and eye direction before and after wearing prisms in a dark room. Contrary to the first experiment, participants were allowed to rotate their chair and hence their body position as they preferred in one part of the experiment. Head and eye directions did not (subjective head straight ahead) or only marginally (subjective visual straight ahead) change when donning prisms in the dark as opposed to the results in bright light (compare Figures M2.5 & M2.7, but note different scales) in accordance with our hypothesis. The subjective proprioceptive straight ahead of the adapted arm showed a significant adaptation over the course of the experiment, while the contralateral arm did not and even deviated in the opposite direction from the adapted arm. These results emerged both for the central and the rotated chair position.

We conclude that in the dark, no initial rotation of the eyes and head occurs; and that therefore the immediate correction effect is absent. Adaptation to the prisms under these conditions is to a large extent in the proprioception of the arm, producing a significant change in perceived arm position, only for the arm used during adaptation. This finding argues against a general shift in the representation of space – such a shift should generalize to the unadapted arm.

12.5.2 EFFECT OF BODY ROTATION

In the third experiment, in line with our previous finding in the dark, we again found no immediate correction effect, while the immediate correction effect was present with the lights on. After adaptation, the subjective visual straight ahead *with* glasses on differed from the optical power of the prisms by between 2 and 4 degrees in the light, while less so in the dark (Figure M2.9); i.e. participants did not perceive a target as far to the right as to be expected from the optical power of the prisms, but as slightly less eccentric (Figure M2.9).

This finding might be caused by the fact that the chair (and hence body) was rotated in the direction of the prismatic shift and that this rotation was not taken (fully) into account by the participants. The chair was rotated by around 5 to 9 degrees in the direction of the prismatic shift, thus reaching the amount of head and eye rotation that we observe for head rotation in the light and which makes foveation of the target easier with prisms on. Moreover, head rotation (in the bright condition) decreases the target's eccentricity on the retina – the further the head is rotated, the more the target approaches the fovea of a stationary eye. Subconscious head rotation also changes the subjective visual straight ahead (Figure 9; glasses).

In any case, head or body rotation in the direction of the prism's optical shift decreases the required eye movements to fixate the target. Body rotation in direction of the prism deviation makes further head rotations apparently redundant. It fits well with this argument that subjective 'straight ahead' of the head in the second experiment was at zero rotation (Figure M2.7).

12.5.3 CONCLUSION

In conclusion, our results corroborate the finding that under appropriate conditions, the direct prism effect corresponds to the optical power of the prisms. The immediate correction effect seems to rely largely on an subconscious head and eye rotation in the direction of the prism shift, under normal (light) conditions and more so for pointing than for throwing. This head rotation reduces the retinal eccentricity of the displaced target (for stationary eye position) and requires a smaller saccade towards the target. Participants seem not to take into account the full amount of head and eye rotation towards the target and thus produce the immediate correction effect. In the dark, this head rotation is greatly reduced and the immediate correction effect disappears. We conclude that the head is rotated only if prisms shift a rich visual environment – participants may misinterpret this shift as a head/body rotation. In the dark, however only the target moves and this seems to be interpreted correctly as a mere target movement, not a body rotation.

In all conditions tested, the sum of head rotation and the direct effect corresponded closely to the optical shift of the prisms. In the dark, adaptation to the prisms was more in the arm/hand

proprioceptive system but did not transfer between arms. Our results show that the sum of subconscious head rotation plus the direct effect indeed are very close to the optical power of the prisms and that the sum of adaptation for the subjective straight ahead and the proprioceptive straight ahead after adaptation correspond to the aftereffect measured after removing the prisms. So we here propose possible “mechanics” both for the immediate correction effect and the size of the aftereffect.

12.6 SUPPLEMENTARY MATERIAL

12.6.1 EXPERIMENT 1: POINTING VERSUS THROWING

Table M2.S1. Results of the adaptive components (HS, TS), for the pointing resp. throwing condition, after adaptive interval in bright laboratory, while wearing right-shifting prisms.

Conditions	Effect [°]	SE [°]
HS, pointing, Interval 1, right	6.46	0.48
TS, pointing, Interval 1, right	7.72	0.29
HS, throwing, Interval 1, right	4.16	0.56
TS, throwing, Interval 1, right	12.16	0.51

Note: HS: head straight ahead; TS: total straight ahead; Interval 1: collected after adaptive interval (pointing or throwing); Right: right prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M2.S2. Statistical comparison of the adaptive components (HS, TS), for the pointing resp. throwing condition, after adaptive interval in bright laboratory, while wearing right-shifting prisms. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
HS, pointing, Interval 1, right	13.50	0.000*
TS, pointing, Interval 1, right	27.00	0.000*
HS, throwing, Interval 1, right	7.47	0.000*
TS, throwing, Interval 1, right	23.96	0.000*

Note: HS: head straight ahead; TS: total straight ahead; Interval 1: collected after adaptive interval (pointing or throwing); Right: right prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M2.S3. Statistical comparison of the pointing vs. throwing condition (between subexperiments), for the adaptive components (HS, TS), after adaptive interval in bright laboratory, while wearing right-shifting prisms. Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	t-value	p-value
HS, pointing vs. throwing, Interval 1, right	2.92	0.008*
TS, pointing vs. throwing, Interval 1, right	-7.04	0.000*

Note: HS: head straight ahead; TS: total straight ahead; Interval 1: collected after adaptive interval (pointing or throwing); Right: right prisms; Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M2.S4. Results of the adaptive components (HS, TS), for the pointing resp. throwing condition, after adaptive interval in bright laboratory, while wearing left-shifting prisms.

Conditions	Effect [°]	SE [°]
HS, pointing, Interval 1, left	-5.29	0.57
TS, pointing, Interval 1, left	-10.00	0.21
HS, throwing, Interval 1, left	-5.07	1.19
TS, throwing, Interval 1, left	-11.28	1.94

Note: HS: head straight ahead; TS: total straight ahead; Interval 1: collected after adaptive interval (pointing or throwing); Left: left prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M2.S5. Statistical comparison of the adaptive components (HS, TS), for the pointing resp. throwing condition, after adaptive interval in bright laboratory, while wearing left-shifting prisms. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
HS, pointing, Interval 1, left	-9.36	0.000*
TS, pointing, Interval 1, left	-46.90	0.000*
HS, throwing, Interval 1, left	-4.25	0.002*
TS, throwing, Interval 1, left	-5.82	0.000*

Note: HS: head straight ahead; TS: total straight ahead; Interval 1: collected after adaptive interval (pointing or throwing); Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M2.S6. Statistical comparison of the pointing vs. throwing condition (between subexperiments), for the adaptive components (HS, TS), after adaptive interval in bright laboratory, while wearing left-shifting prisms. Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	t-value	p-value
HS, pointing vs. throwing, Interval 1, left	0.00	0.997
TS, pointing vs. throwing, Interval 1, left	0.70	0.508

Note: HS: head straight ahead; TS: total straight ahead; Interval 1: collected after adaptive interval (pointing or throwing); Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

12.6.2 EXPERIMENT 2: CENTRAL VERSUS ROTATED CHAIR IN THE DARK

Table M2.S7. Experimental conditions.

Block	Condition	Task	No. of PM	No. of P	Target	Arm	Feedback	CP	Prisms	CR	Light	
rotated	Pretest	HS	-	5	-	-	no	central	-	no	off	
		VS	-	5	-	-	no	central	-	yes	off	
		PS	5	-	-	right	no	central	-	yes	off	
		IT	5	-	-	left	no	central	-	yes	off	
	Adaptation	AD	30	-	central	right	yes	right	right	no	off	
	1. Posttest					see Pretest						
	Readaptation	READ	30	-	central	right	yes	right	-	no	off	
	2. Posttest					see Pretest						
	central	Pretest	HS	-	5	-	-	no	central	-	no	off
			VS	-	5	-	-	no	central	-	yes	off
PS			5	-	-	right	no	central	-	yes	off	
IT			5	-	-	left	no	central	-	yes	off	
Adaptation		AD	30	-	central	right	yes	central	right	yes	off	
1. Posttest						see Pretest						
Readaptation		READ	30	-	central	right	yes	central	-	yes	off	
2. Posttest						see Pretest						

Note: No. of PM: number of pointing movements; No. of P: number of pictures; CP: chair position; CR: chin rest; HS: head straight ahead; VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; IT: intermanual transfer; AD: adaptation; READ: readaptation. Grey labeled conditions depict the additional condition in group IT.

Table M2.S8. Results of the direct effect, during adaptation in dark laboratory.

Conditions	Direct Effect [°]	SE [°]	Direct Effect [%]	SE [%]
DE, rotated, right	14.26	1.01	100	7
DE, central, right	11.61	1.01	82	7

Note: DE: direct effect; Rotated: chair position to the right; Central: central chair position; Right: right prisms. Averaged values of 28 participants. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M2.S9. Statistical comparison of the direct effect, during adaptation in dark laboratory. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
DE, rotated, right	14.14	0.000*
DE, central, right	11.52	0.000*

Note: DE: direct effect; Rotated: chair position to the right; Central: central chair position; Right: right prisms. Averaged values of 28 participants. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M2.S10. Statistical comparison of the direct effect and aftereffect, for the rotated vs. central condition, during adaptation resp. readaptation in dark laboratory. Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	t-value	p-value
DE, rotated vs. central, right	2.22	0.035*
AE, rotated vs. rotated, right	0.72	0.477

Note: DE: direct effect; AE: aftereffect; Rotated: chair position to the right; Central: central chair position; Right: right prisms. Averaged values of 28 participants. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M2.S11. Results of the aftereffect, during readaptation in dark laboratory.

Conditions	Aftereffect [°]	SE [°]	Aftereffect [%]	SE [%]
AE, rotated, right	-5.07	0.62	-36	4
AE, central, right	-5.41	0.64	-38	5

Note: AE: aftereffect; Rotated: chair position to the right; Central: central chair position; Right: right prisms. Averaged values of 28 participants. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M2.S12. Statistical comparison of the aftereffect, during readaptation in dark laboratory. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
AE, rotated, right	-8.16	0.000*
AE, central, right	-8.43	0.000*

Note: AE: aftereffect; Rotated: chair position to the right; Central: central chair position; Right: right prisms. Averaged values of 28 participants. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M2.S13. Results of the adaptive components (HS, VS, PS, IT), after adaptation in dark laboratory.

Conditions	Effect [°]	SE [°]	Effect [%]	SE [%]
HS, rotated, Post 1, right	-0.01	0.64	0	5
HS, central, Post 1, right	-0.41	0.46	-3	3
VS, rotated, Post 1, right	1.16	0.54	8	4
VS, central, Post 1, right	0.65	0.41	5	3
PS, rotated, Post 1, right	-3.63	0.57	-26	4
PS, central, Post 1, right	-2.75	0.47	-19	3
IT, rotated, Post 1, right	2.07	1.10	15	8
IT, central, Post 1, right	0.80	0.93	6	7

Note: HS: head straight ahead; VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; Rotated: chair position to the right; Central: central chair position; Post 1: collected after adaptation task (rotated resp. central); Right: right prisms. Averaged values of 28 participants for HS, VS and PS and 14 participants for IT. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M2.S14. Statistical comparison of the adaptive components (HS, VS, PS, IT), after adaptation task in dark laboratory. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
HS, rotated, Post 1, right	-0.02	0.492
HS, central, Post 1, right	-0.91	0.187
VS, rotated, Post 1, right	2.14	0.021*
VS, central, Post 1, right	1.58	0.063 ^T
PS, rotated, Post 1, right	-6.32	0.000*
PS, central, Post 1, right	-5.88	0.000*
IT, rotated, Post 1, right	1.87	0.042*
IT, central, Post 1, right	0.86	0.204

Note: HS: head straight ahead; VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; IT: intermanual transfer; Rotated: chair position to the right; Central: central chair position; Post 1: collected after adaptation task (rotated resp. central); Right: right prisms. Averaged values of 28 participants for HS, VS and PS and 14 participants for IT. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M2.S15. Statistical comparison of the adaptive components (HS, VS, PS, IT), for the rotated vs. central condition, after adaptation in dark laboratory. Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	t-value	p-value
HS, rotated vs. central, Post 1, right	0.62	0.539
VS, rotated vs. central, Post 1, right	0.76	0.452
PS, rotated vs. central, Post 1, right	-1.23	0.230
IT, rotated vs. central, Post 1, right	0.71	0.491

Note: HS: head straight ahead; VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; IT: intermanual transfer; Rotated chair position to the right; Central: central chair position; Post 1: collected after adaptation task (rotated resp. central); Right: right prisms. Averaged values of 28 participants for HS, VS and PS and 14 participants for IT. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

12.6.3 EXPERIMENT 3: LIGHT VERSUS DARK CONDITION

Table M2.S16. Experimental conditions.

Block	Condition	Task	No. of PM	No. of P	Target	Feedback	CP	Prisms	CR	Light
Dark	Pretest	VS	-	5	-	no	central	-	yes	off
	Adaptation	AD	30/60/90	-	central	yes	right	right	no	off
	1. Posttest	VS (glasses)	-	5	-	no	central	right	yes	off
		VS	-	5	-	no	central	-	yes	off
	Readaptation	READ	30/60/90	-	central	yes	right	-	no	off
Light	Pretest	VS	-	5	-	no	central	-	yes	off
	Adaptation	AD	30/60/90	-	central	yes	right	right	no	on
	1. Posttest	VS (glasses)	-	5	-	no	central	right	yes	off
		VS	-	5	-	no	central	-	yes	off
	Readaptation	READ	30/60/90	-	central	yes	right	-	no	on

Note: No. of PM: number of pointing movements (30, 60 or 90 movements); No. of P: number of pictures; CP: chair position; CR: chin rest; VS: visual straight ahead without wearing prisms; VS (glasses): visual straight ahead while wearing prisms; AD: adaptation; READ: readaptation.

Table M2.S17. Results of the direct effect, for the conditions 30, 60 and 90 movements, during adaptation in dark resp. bright laboratory.

Conditions	Direct Effect [°]	SE [°]	Direct Effect [%]	SE [%]
DE, dark30, right	12.16	1.77	86	12
DE, dark60, right	12.18	1.53	86	11
DE, dark90, right	11.79	1.49	83	10
DE, light30, right	10.12	1.29	71	9
DE, light60, right	10.01	1.32	71	9
DE, light90, right	10.25	1.21	72	9

Note: DE: direct effect; Dark: adaptation in dark laboratory; Light: adaptation in bright laboratory; for the conditions 30, 60 and 90 movements; Right: right prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M2.S18. Statistical comparison of the direct effect, for the conditions 30, 60 and 90 movements, during adaptation in dark resp. bright laboratory. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
DE, dark30, right	6.88	0.000*
DE, dark60, right	7.98	0.000*
DE, dark90, right	7.94	0.000*
DE, light30, right	7.84	0.000*
DE, light60, right	7.61	0.000*
DE, light90, right	8.46	0.000*

Note: DE: direct effect; Dark: adaptation in dark laboratory; Light: adaptation in bright laboratory; for the conditions 30, 60 and 90 movements. Right: right prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M2.S19. Results of the aftereffect, for the conditions 30, 60 and 90 movements, during readaptation in dark resp. bright laboratory.

Conditions	Aftereffect [°]	SE [°]	Aftereffect [%]	SE [%]
AE, dark30, right	-4.20	1.15	-30	8
AE, dark60, right	-3.98	0.87	-28	6
AE, dark90, right	-5.19	0.79	-37	6
AE, light30, right	-5.11	0.89	-36	6
AE, light60, right	-4.79	0.67	-34	5
AE, light90, right	-4.83	0.44	-34	3

Note: AE: aftereffect; Dark: after adaptation in dark laboratory; Light: after adaptation in bright laboratory; for the conditions 30, 60 and 90 movements; Right: right prisms. Positive values imply a deviation in rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M2.S20. Statistical comparison of the aftereffect, for the conditions 30, 60 and 90, during readaptation in dark resp. bright laboratory. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
AE, dark30, right	-3.64	0.004*
AE, dark60, right	-4.57	0.002*
AE, dark90, right	-6.56	0.000*
AE, light30, right	-5.77	0.001*
AE, light60, right	-7.14	0.000*
AE, light90, right	-11.00	0.000*

Note: AE: aftereffect; Dark: after adaptation in dark laboratory; Light: after adaptation in bright laboratory; for the conditions 30, 60 and 90 movements.; Right: right Prisms.

Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M2.S21. Results of the adaptive components (VS(glasses), VS), for the condition 30, 60 and 90 movements, after adaptation in dark resp. bright laboratory.

Conditions	Effect [°]	SE [°]	Effect [%]	SE [%]
VS (glasses), dark30, Post 1, right	-8.72	0.96	-61	7
VS (glasses), dark60, Post 1, right	-9.63	1.34	-68	9
VS (glasses), dark90, Post 1, right	-10.27	1.67	-72	12
VS, dark30, Post 1, right	1.00	0.63	7	4
VS, dark60, Post 1, right	0.40	1.40	3	10
VS, dark90, Post 1, right	0.49	0.43	3	3
VS (glasses), light30, Post 1, right	-10.19	1.37	-72	10
VS (glasses), light60, Post 1, right	-7.00	1.35	-49	10
VS (glasses), light90, Post 1, right	-10.46	1.22	-74	9
VS, light30, Post 1, right	3.09	1.18	22	8
VS, light60, Post 1, right	3.91	0.77	28	5
VS, light90, Post 1, right	1.72	1.34	12	9

Note: VS: visual straight ahead without wearing prisms; VS (glasses): visual straight ahead while wearing prisms; Dark: after adaptation in dark laboratory; Light: after adaptation in bright laboratory; for the conditions 30, 60 and 90 movements; Post 1: collected after adaptation task (rotated resp. central); Right: right prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M2.S22. Statistical comparison of the adaptive components (VS(glasses)), for the conditions 30, 60 and 90 movements, after adaptation in dark resp. bright laboratory. One-sided t-test against 14.2°.

Conditions	t-value	p-value
VS (glasses), dark30, Post 1, right	-23.75	0.000*
VS (glasses), dark60, Post 1, right	-17.77	0.000*
VS (glasses), dark90, Post 1, right	-14.67	0.000*
VS (glasses), light30, Post 1, right	-17.78	0.000*
VS (glasses), light60, Post 1, right	-15.71	0.000*
VS (glasses), light90, Post 1, right	-20.21	0.000*

Note: VS (glasses): visual straight ahead while wearing prisms; Dark: after adaptation in dark laboratory; Light: after adaptation in bright laboratory; for the conditions 30, 60 and 90 movements; Post 1: collected after adaptation task (rotated resp. central); Right: right prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M2.S23. Statistical comparison of the adaptive components (VS), for the conditions 30, 60 and 90 movements, after adaptation in dark resp. bright laboratory. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
VS, dark30, Post 1, right	1.60	0.077 ^T
VS, dark60, Post 1, right	0.29	0.391
VS, dark90, Post 1, right	1.14	0.146
VS, light30, Post 1, right	2.62	0.017*
VS, light60, Post 1, right	5.06	0.001*
VS, light90, Post 1, right	1.28	0.121

Note: VS: visual straight ahead without wearing prisms; Dark: after adaptation in dark laboratory; Light: after adaptation in bright laboratory; for the conditions 30, 60 and 90 movements; Post 1: collected after adaptation task (rotated resp. central); Right: right prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

MANUSKRIFT 3

13. Influence of visual prism adaptation on acoustic space

Klaudia Pochopien

Department of Human-Neurobiology, University of Bremen, Germany

Manfred Fahle

Department of Human-Neurobiology, University of Bremen, Germany

Submitted

13.1 ABSTRACT

Prisms shifting the visual input sideways produce a mismatch between the visual versus felt position of one's arm. Prism adaptation eliminates this mismatch, realigning hand movements with visual input. Whether or not this realignment concerns exclusively the visuo-(hand)motor system or whether it generalizes to acoustic inputs is controversial. We here show that there is indeed a slight influence of visual adaptation on the perceived direction of acoustic sources. However, this shift in perceived auditory direction can be fully explained by a subconscious head rotation during prism exposure and by changes in arm proprioception. Hence, prism adaptation does only indirectly generalize to auditory space perception.

13.2 INTRODUCTION

Interactions with the environment, for example grasping a remote, opening a window, playing tennis etc. (Baraduc & Wolpert, 2002; Kitazawa, Kohno, & Uka, 1995), rely on highly complex sensory-motor coordination (Crawford, Medendorp, & Marotta, 2004). A goal-directed movement requires a motor command based on both visual information about target position and proprioceptive information about the position of the arm (Baraduc & Wolpert, 2002; Crawford, Medendorp, & Marotta, 2004). One remarkable function of this system is its ability to quasi automatically adapt to changes, for example while wearing ordinary or prism glasses. After adaptation the system functions without distortions under the new conditions (Baraduc & Wolpert, 2002; Guan & Wade, 2000; Redding & Wallace, 1988; Rossetti, Koga, & Mano, 1993). Adaptation with prism glasses is an excellent example for modifying the eye-hand coordination

system (Rossetti, Koga, & Mano, 1993). Prism glasses shift the visual environment in the direction of the prismatic shift and to mis-reaching towards visual objects (Bedford, 1995; Efstathiou, 1969; Guan & Wade, 2000; Harris, 1963; Harris, 1965; Hay & Pick, 1966; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2006; Taub & Goldberg, 1973). This discrepancy between the visual input and hand proprioception is consciously perceived and induces prism adaptation. The initial error of directed movements is termed the direct effect (Redding & Wallace, 1993; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005). Through practice the error rapidly diminishes and (almost) disappears due to prism adaptation (Baraduc & Wolpert, 2002; Bedford, 1995; Cohen, 1967; Efstathiou, 1969; Guan & Wade, 2000; Harris, 1963; Harris, 1965; Hay & Pick, 1966; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Redding & Wallace, 2006; Taub & Goldberg, 1973). After removing the prism glasses the adaptation persists for a while and a grasping error opposite to the prismatic displacement appears, the so-called aftereffect which disappears after a few movements (Bedford, 1995; Cohen, 1967; Guan & Wade, 2000; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005; Taub & Goldberg, 1973).

Since the end of the nineteenth century many studies investigated prism adaptation (Helmholtz, 1867; Efstathiou, 1969; Harris, 1965; Hay & Pick, 1966) but many open questions remain. One of these open questions is whether or not directional hearing is affected by prism adaptation.

The present study investigates this question with horizontally shifting prism glasses. When an acoustic source is not exactly in front of the head (or behind it) sounds coming from this source reach the ears at different times. The ear closer to the acoustic source will be stimulated first. This results in a time-of-arrival difference between both ears, termed interaural time difference. A second source of sound localization is the interaural loudness level difference. The head produces an acoustic shadow. A sound coming from a lateral position achieves a higher sound pressure level in the nearer ear than in the one farther away (Lewald, 2012). Investigating the effects of prism adaptation, we tested directional hearing by (a) pointing towards acoustic signals and (b) indicating sound direction relative to body straight ahead, that is without influence of hand proprioception, both before and after prism adaptation. We do find an effect of prism adaptation on acoustic localization, but this shift is based on a subconscious head rotation.

13.3 METHODS

13.3.1 ETHICAL STATEMENT

This study was approved by the local ethics committee of the University of Bremen. Prior to the study, participants were informed about the aim and procedure and had to sign a written consent form according to the Declaration of Helsinki (2008). Participants were paid for participation and were free to withdraw from the study at any time.

13.3.2 PARTICIPANTS

Thirty-eight participants, aged 19 to 30 years, participated in three experiments. All were students of the University of Bremen. Participation criteria were: right-handedness, normal or corrected-to-normal visual acuity (contact lenses only) (Freiburger Visual Acuity Test; Bach, 1996), normal stereopsis (Lang Stereo Test; Lang, 1983), no prior participation in prism experiments and a pupillary distance between 54 and 64 mm for the right-shifting prisms and 59 and 69 mm for the left-shifting prisms (Auto-Refractometer, NIDEK ARK-700), as well as sufficient capability to localize sounds (two alternative forced choice test). In addition, eye dominance was tested. Experiment 1 comprised one group of 20 participants (9 females, 11 males; $M = 25.1$, $SE = 0.68$). In Experiment 2, 7 additional participants (5 females, 2 males; $M = 23.3$, $SE = 1.16$) participated and in Experiment 3 an additional group of 11 participants (3 females, 8 males; $M = 21.2$, $SE = 0.33$) took part.

13.3.3 EXPERIMENT 1: AUDITORY LOCALIZATION DURING ADAPTATION IN THE DARK

13.3.3.1 EXPERIMENTAL SET-UP

Participants were seated at a table (99.5 cm high, 110 cm wide, 57 cm deep (shorted table) or 76 cm deep (extended table)). A red diode was mounted centrally at the front side of the tabletop. The opaque tabletop occluded arm movements, blocking feedback on hand position either completely (extended table) (Figure M3.1b) or incompletely (terminal feedback) (Figure M3.1a); when the anterior 4 cm of the forefinger were visible at the movement's endpoint. Participants performed arm movements with the right arm underneath the tabletop. A second diode was attached at the tip of the forefinger. A miniature piezo-electric ultrasound transmitter allowed tracking the trajectory of this finger in three dimensions. A chin rest (without fixation) kept the head-target distance at 510 mm.

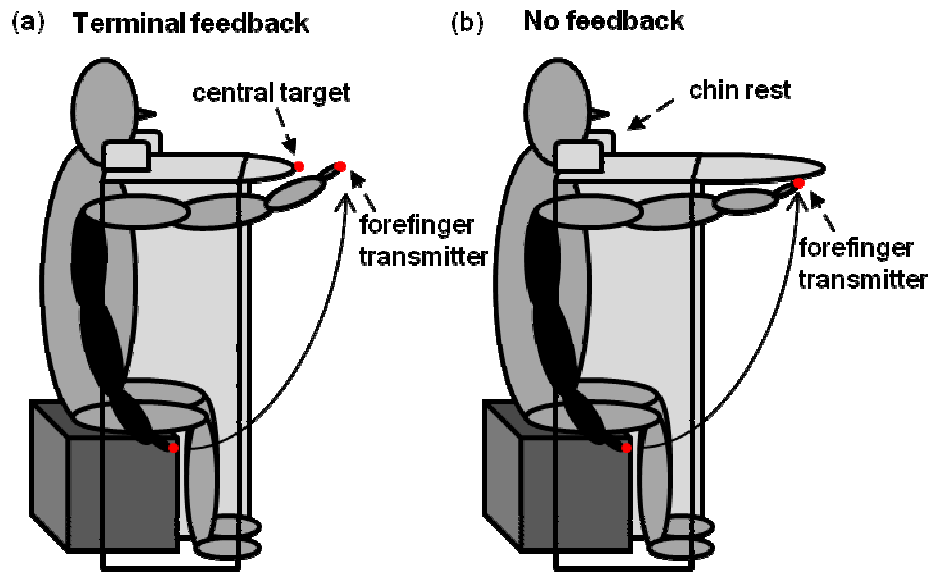


Figure M3.1. Schematic illustration of a participant while executing a pointing movement towards (a) the central target with terminal feedback; (b) straight ahead without feedback. The black arm illustrates the starting position, the grey arm the movement endpoint. The red dots depict the central target as well as the finger transmitter.

A movable laser pointer mounted on a tripod, localized behind the participant produced a light spot on a projection screen located at 120 cm in front of the participant to measure subjective straight ahead. A digital camera recorded positions of the laser beam (remote capture). Behind the projection screen (invisible for the participant), 7 loudspeakers at constant intervals of 7° (from 21° left to 21° right) were placed at 88 cm height which could emit a broadband signal. An ultrasound measuring system (Zebris medical GmbH) tracked the movements of the forefinger transmitter and the target transmitter (Figure M3.2). During the experiment, the room was absolutely dark.

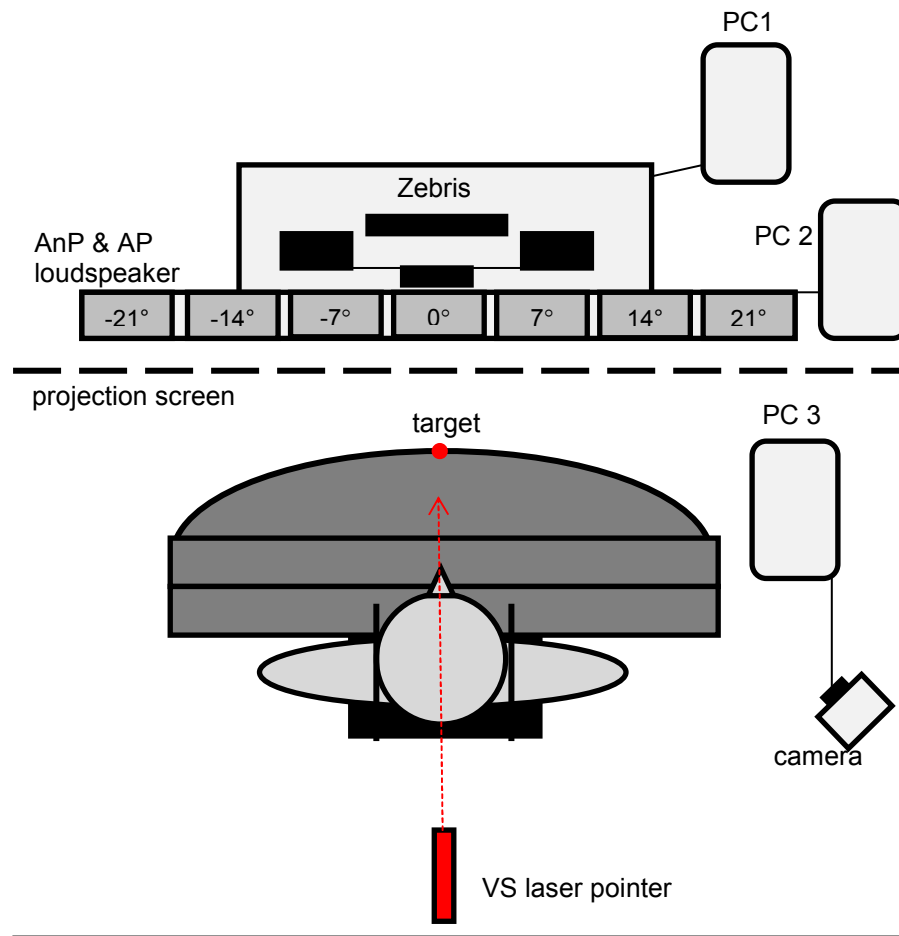


Figure M3.2. Schematic illustration of the test set-up. The participant sits at the table-chair. The red dot illustrates the position of the central target (0°). A white projection screen (black dashed line) positioned in front of the participant receives beams of the visual straight ahead laser pointer (red).

The right-shifting prisms (Carl Zeiss, Oberkochen/Germany) had an optical center distance of 59 mm, with a prismatic effect of 25.4 prism diopters [cm/m], corresponding to a visual shift of 14.2° . The left-shifting prisms had an optical center distance of 64 mm with a prismatic shift of 25.8 prism diopters [cm/m] inducing a visual shift of 14.5° .

13.3.3.2 PROCEDURE

In Experiment 1 one group of participants performed rhythmic pointing movements towards a central target with terminal feedback (via finger-tip diode) to test baseline, adaptation and readaptation, with room lights off (Figure M3.3a). Each participant was tested twice, using both prism types (right-shifting and left-shifting) in counterbalanced order. Before adaptation pretests were measured, followed by the first and second posttest after prism adaptation and readaptation, respectively, in the dark room and without feedback. These measurements determined the subjective visual straight ahead (VS), the subjective proprioceptive straight

ahead (PS) and two types of subjective auditory straight aheads (AnP, AP see below) (Figure M3.3b).

Starting with the baseline measurement the participant was asked to keep the head in the chin rest, to open the eyes and to perform 30 rhythmic pointing movements with terminal feedback at a frequency of around 0.37 Hz (~ 2.7 seconds per movement) towards the central target without prism glasses.

Next, we measured the subjective non-proprioceptive auditory straight ahead by means of a two alternative forced choice (eyes closed) with participants indicating whether a tone came from the left or else from the right (all 7 loudspeakers were used in turn; 70 sounds (10 per loudspeaker)). The head was in the chin rest. Subjective visual straight ahead tests a possible shift in the visual map. The participant looked straight ahead while the laser beam moved slowly horizontally from right to left or vice versa on the projection screen. Without wearing prisms, the participant said when the spot on the screen appeared to be located exactly straight ahead, i.e. in the center of their visual field. Each trial consisted of 5 movements, each documented by a digital photo. To test subjective proprioceptive straight ahead participants closed their eyes (no visual feedback) and performed 5 slow pointing movements to the subjective straight ahead position, i.e. to the median line of the body. To measure the subjective proprioceptive auditory straight ahead 35 sounds (5 per loudspeaker) were presented successively from each of the 7 loudspeakers. Participants pointed in the direction of the loudspeaker where they thought the sound came from.

During the adaptation, participants wore prism glasses while performing 30 pointing movements with terminal feedback. Thereafter, participants performed the first posttest, followed by another 30 pointing movements with terminal feedback towards the central target during readaptation. A second posttest followed after readaptation (see supplementary material Table M3.S1).

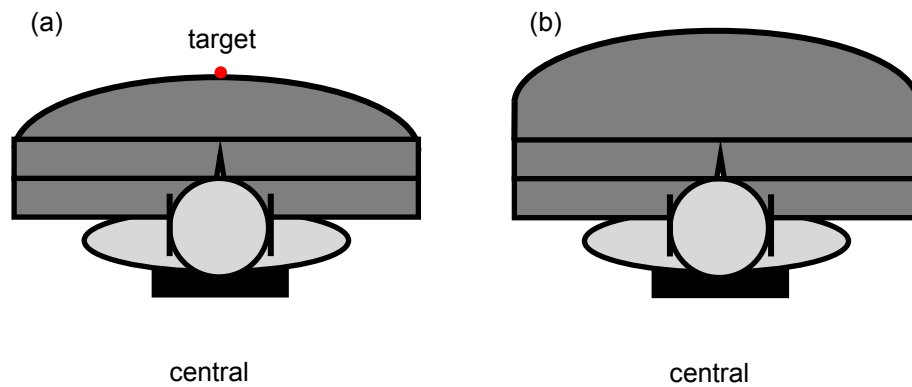


Figure M3.3. Schematic illustration of the test set-up: (a) for measuring adaptation and readaptation; with terminal feedback; (b) for measuring the subjective non-proprioceptive auditory straight ahead (AnP), subjective head straight ahead (HS), subjective visual straight ahead, subjective proprioceptive straight ahead and subjective proprioceptive auditory straight ahead (AP) without feedback. The red dot indicates the central target (0°).

13.3.4 EXPERIMENT 2: AUDITORY LOCALIZATION DURING ADAPTATION IN THE LIGHT

13.3.4.1 EXPERIMENTAL SET-UP & PROCEDURE

The only difference to the first experiment was that the lights were on during baseline, adaptation and readaptation. Prism spectacles had optical side shields. Pretest and the posttests were, however, measured in the dark (Table M3.S8).

13.3.5 EXPERIMENT 3: AUDITORY LOCALIZATION DURING ADAPTATION IN THE LIGHT

13.3.5.1 EXPERIMENTAL SET-UP

Experiment 3 was tested with room lights on and loudspeakers placed at an interval of 4° between -12° left and 12° right. Participants wore a forehead strap with a switchable laser pointer oriented towards the screen, to measure the subjective head straight ahead (HS) (Figure M3.4).

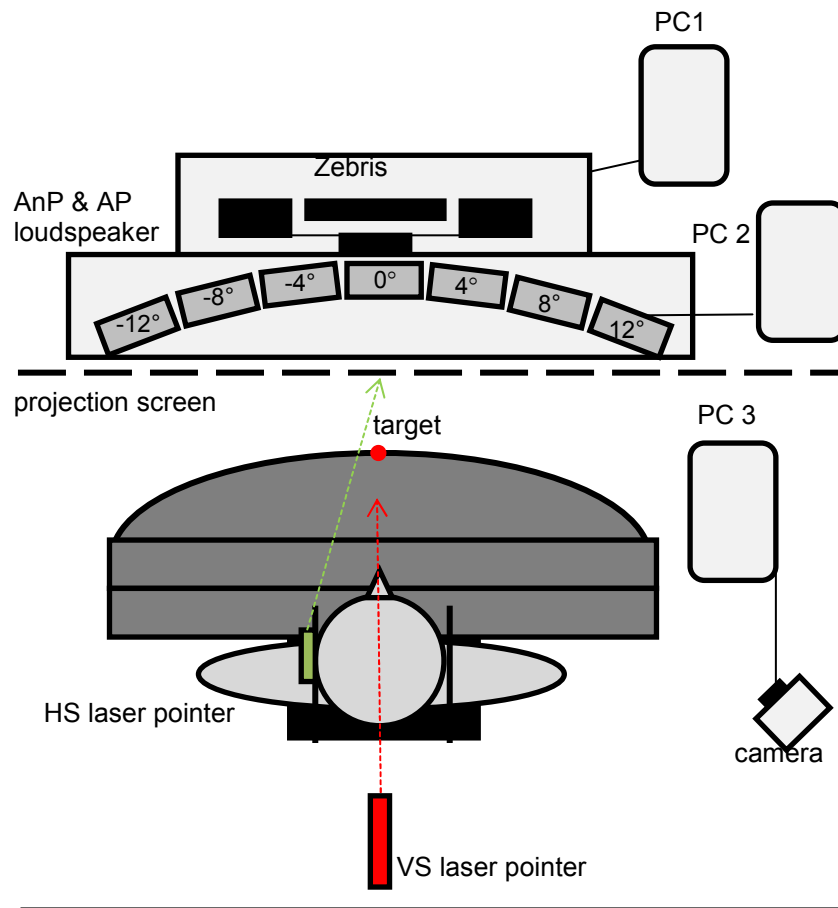


Figure M3.4. Schematic illustration of the test set-up. Participants sat at the table without head fixation. The red dot illustrates the position of the central target (0°). A white projection screen (black dashed line) positioned in front of the participant received beams of the movable visual straight ahead laser pointer (red) as well as of the head laser pointer (green). Laser positions were recorded by the digital camera mounted behind the participant. Seven loudspeakers spaced at 4° intervals (from -12° to 12°), behind the projection screen (invisible for the participant) emitted broad band sounds (grey rectangles).

13.3.5.2 PROCEDURE

Procedure differed slightly from Experiment 2 in that adaptation required 60 rather than 30 arm movements and the adaptive components were tested only during pretest and first posttest. Participants indicated a) subjective proprioceptive auditory straight ahead, b) subjective non-proprioceptive auditory straight ahead, c) subjective head straight ahead, d) subjective proprioceptive straight ahead, and e) subjective visual straight ahead. The pretests were performed without prisms, while during the first posttest the prisms were kept on except for the subjective visual straight ahead.

In an additional test subjective head straight ahead was measured five times in the dark room with the eyes closed (without feedback) and participants aligned their head so that they

perceived it as straight on their shoulders (documented by a digital photo) (Figure M3.3b; Table M3.S17).

13.3.6 ANALYSIS

The ultrasound measuring system Zebris (Zebris Medical, Isny/Germany) recorded the participant's arm trajectories in three dimensions (x-, y-, z-axis). A Matlab program (R2013a) in-house developed then identified the extrema of each pointing movement. The position of the laser pointer spots was analyzed by means of another Matlab program (R2013a) developed in-house which calculated the correct position on the on the projection screen. All results supplied by the programs were verified visually on the original data by the experimenter. We compared the results using t-tests.

13.4 RESULTS

13.4.1 EXPERIMENT 1: AUDITORY LOCALIZATION DURING ADAPTATION IN THE DARK

For each participant an individual baseline (baseline and pretest results for each adaptive component) was subtracted from the corresponding measurements after adaptation, readaptation and first posttest.

13.4.1.1 DIRECT EFFECT & AFTEREFFECT

Figure M3.5 shows the averaged and baseline corrected direct effects (DE; first pointing movement) in a dark laboratory while wearing right- respectively left-shifting prisms. For both prisms, a significant initial pointing error emerged (right prisms: $M = 11.67^\circ$, $SE = 1.24$, $t = 9.41$, $p = 0.000$; left prisms: $M = -10.47^\circ$, $SE = 1.11$, $t = -9.45$, $p = 0.000$; one-sided t-test against zero). The direct effect recorded in darkness amounted to 82 % of the optical power of the right-shifting prisms and to 72 % with left-shifting prisms (Tables M3.S2 & M3.S3).

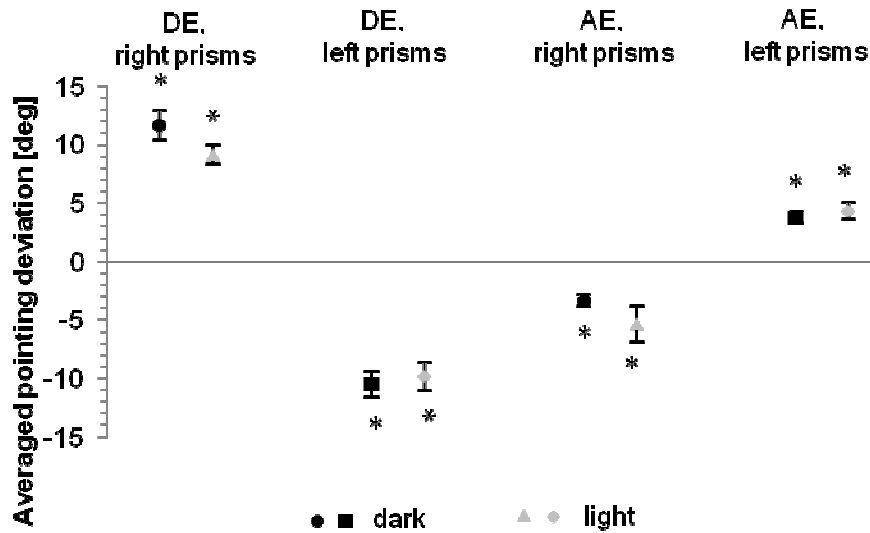


Figure M3.5. Direct effect & aftereffect. Black dots (right-shifting prisms) or squares (left-shifting prisms) show the averaged direct effects and aftereffects in the dark. Grey triangles (right-shifting prisms) or rhombuses (left-shifting prisms) show the averaged direct effects and aftereffects in light conditions. Error bars denote SEs. Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$).

The baseline corrected and averaged aftereffects (AE; first pointing movement during readaptation) performed in the dark laboratory are shown in Figure M3.5. For both prism orientations movements deviate significantly in the direction opposite to the prismatic shift (right: $M = -3.36^\circ$, $SE = 0.49$, $t = -6.84$, $p = 0.000$; left: $M = 3.81^\circ$, $SE = 0.49$, $t = 7.79$, $p = 0.000$; one-sided t-test against zero), deviating by only 24 % of prismatic power for the right prisms and 26 % for the left ones (Tables M3.S2 & M3.S3).

13.4.1.2 ADAPTIVE COMPONENTS

Figure M3.6 shows the averaged and baseline corrected results of subjective eye (VS) and arm straight ahead position (PS) as well as two measures of the subjective auditory shift (AnP, AP) for both right- and left-shifting prisms, in darkness. Subjective visual straight ahead showed no significant effect for both prism directions, the small effects were moreover in opposite directions (right prisms: $M = -0.54^\circ$, $SE = 0.78$; left prisms: $M = -0.91^\circ$, $SE = 0.77$; one-sided t-test against zero). Subjective proprioceptive straight ahead after wearing right-shifting prisms showed the strongest adaptation ($M = -3.77^\circ$, $SE = 0.93$, $t = -4.07$, $p = 0.001$) against the prismatic shift, the left-shifting prisms induced a small effect ($M = 1.49^\circ$, $SE = 0.60$, $t = 2.50$, $p = 0.011$). The subjective non-proprioceptive auditory straight ahead (averaged result of all seven targets, without pointing) measured by 2 alternative forced choice, i.e. without pointing, showed a small but significant auditory shift against the prismatic shift for both the right prisms ($M = -1.85^\circ$, $SE = 0.96$, $t = -1.93$, $p = 0.035$) and the left prisms ($M = 2.16^\circ$, $SE = 0.91$, $t = 2.37$, $p = 0.014$).

The subjective proprioceptive auditory straight ahead (averaged result of all seven targets, with pointing) deviated significantly from the prismatic shift for right prisms ($M = -2.63^\circ$, $SE = 0.65$, $t = -4.02$, $p = 0.001$), while the left prisms ($M = 1.44^\circ$, $SE = 0.95$, $t = 1.51$, $p = 0.074$) showed only a trend (Tables M3.S4 & M3.S5).

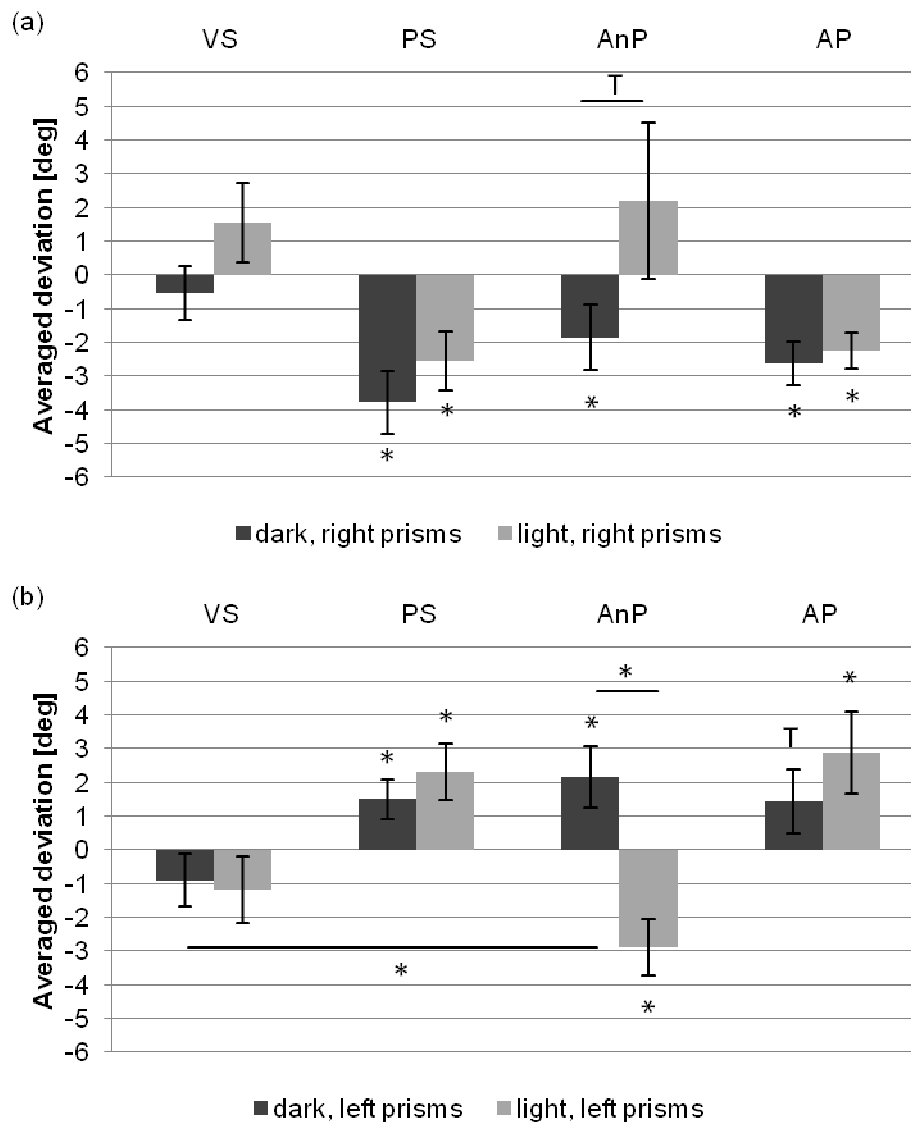


Figure M3.6. Adaptive components after prism adaptation (first posttest). (a) right-shifting prisms, (b) left-shifting prisms. Dark bars: dark condition (Experiment 1); light bars: light condition (Experiment 2). Bars indicate the averaged group results for the adaptive components (VS, PS, AnP, AP), error bars indicate SEs. Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$), Ts indicate trends ($p < 0.1$); asterisks with bars indicate significant differences ($p < 0.05$) between conditions, Ts with bars indicate trends ($p < 0.1$) between conditions.

The subjective proprioceptive auditory straight ahead did not differ significantly from the subjective proprioceptive straight ahead for both the right- and left-shifting prisms (two-sided t-test for paired samples) (Table M3.S6). The results of the subjective non-proprioceptive auditory

straight ahead differed significantly from subjective visual straight ahead only for left-shifting prisms ($t = 2.87$; $p = 0.010$) (Table M3.S7).

13.4.2 EXPERIMENT 2: AUDITORY LOCALIZATION DURING ADAPTATION IN THE LIGHT

We measured the adaptation of felt eye and arm straight ahead position, the subjective auditory shift as well as the baseline corrected direct effects and aftereffects with right- and left-shifting prisms in the light.

13.4.2.1 DIRECT EFFECT & AFTEREFFECT

Figure M3.5 shows the averaged and baseline corrected direct effects for the right- ($M = 9.17^\circ$, $SE = 0.79$, $t = 11.54$, $p = 0.000$; one-sided t-test against zero) and left-shifting prisms ($M = -9.81^\circ$, $SE = 1.22$, $t = -8.03$, $p = 0.000$, Figure M3.5) measured with the room lights on. The results indicate a significant deviation in the direction of the prismatic shift. The mean direct effect (DE) for the right-shifting prisms is 65 % of the prismatic power and 68 % for the left-shifting prisms (Tables M3.S9 & M3.S10).

Aftereffects (AE) in the light were significant for both prisms (right prisms: $M = -5.34^\circ$, $SE = 1.49$, $t = -3.58$, $p = 0.006$; left prisms: $M = 4.37^\circ$, $SE = 0.68$, $t = 6.43$, $p = 0.001$) (Figure M3.5; Tables M3.S9 & M3.S10).

13.4.2.2 ADAPTIVE COMPONENTS

The subjective visual straight ahead (VS) in bright light deviated in the direction of the prismatic shift which did not adapt significantly for both prisms (right prisms: $M = 1.55^\circ$, $SE = 1.18$; left prisms: $M = -1.18^\circ$, $SE = 0.99$; one-sided t-test against zero; Table M3.6). The subjective proprioceptive straight ahead (PS) adapted significantly for both prism orientations (right prisms: $M = -2.55^\circ$, $SE = 0.87$, $t = -2.93$, $p = 0.013$; left prisms: $M = 2.31^\circ$, $SE = 0.84$, $t = 2.74$, $p = 0.017$) against the direction of the prismatic shift. The subjective non-proprioceptive auditory straight ahead (AnP; 2 alternative forced choice, without pointing) showed a significant shift in the direction of the prismatic shift for left-shifting prisms ($M = -2.90^\circ$, $SE = 0.83$, $t = -3.51$, $p = 0.007$), while not for right-shifting prisms ($M = 2.21^\circ$, $SE = 2.31$). The subjective proprioceptive auditory straight ahead (AP; averaged result of all seven targets, with pointing) showed significant deviations against the direction of the prismatic shift for both prism orientations (right: $M = -2.25^\circ$, $SE = 0.53$, $t = -4.22$, $p = 0.003$; left: $M = 2.88^\circ$, $SE = 1.23$, $t = 2.35$, $p = 0.029$) (Tables M3.S11 & M3.S12).

The subjective proprioceptive auditory straight ahead did not differ significantly from the subjective proprioceptive straight ahead for both prisms (two-sided t-test for paired samples;

Table M3.S13). The subjective non-proprioceptive auditory straight ahead did not differ significantly from the subjective visual straight ahead for both prism orientations (Table M3.S14).

13.4.2.3 DARK CONDITION VERSUS LIGHT CONDITION

13.4.2.3.1 DIRECT EFFECT & AFTEREFFECT

The direct effect and the aftereffect in the dark did not differ significantly (two-sided t-test for unpaired samples) between the dark and light conditions for both right- and left-shifting prisms, and neither did the aftereffects themselves (Table M3.S15).

13.4.2.3.2 ADAPTIVE COMPONENTS

The subjective non-proprioceptive auditory straight ahead for left-shifting prisms ($t = 3.11$, $p = 0.005$; two-sided t-test for unpaired samples) was significant while for right-shifting prisms ($t = -1.93$, $p = 0.065$) a trend existed. The subjective visual straight ahead after adaptation failed to reach significance both for right-shifting prisms and for left-shifting prisms. The same was true for subjective proprioceptive straight ahead and the subjective proprioceptive auditory straight ahead (Table M3.S16).

13.4.3 EXPERIMENT 3: AUDITORY LOCALIZATION DURING ADAPTATION IN THE LIGHT

We compared the adaptive components (HS, PS, VS, AnP and AP,) as well as the results of the direct effect and the aftereffect in bright conditions.

13.4.3.1 DIRECT EFFECT & AFTEREFFECT

The baseline corrected and averaged results of the direct effects (DE) for the right ($M = 11.92^\circ$, $SE = 0.46$, $t = 25.75$, $p = 0.000$; one-sided t-test against zero) and left-shifting prisms ($M = -11.54^\circ$, $SE = 0.79$, $t = -14.57$, $p = 0.000$) shown in Figure M3.7 showed significant initial deviations from the central target. The direct effect amounted to 84% of the prismatic power for the right-shifting prisms and to 80% for the left-shifting prisms in the light condition (Table M3.S18 & M3.S19).

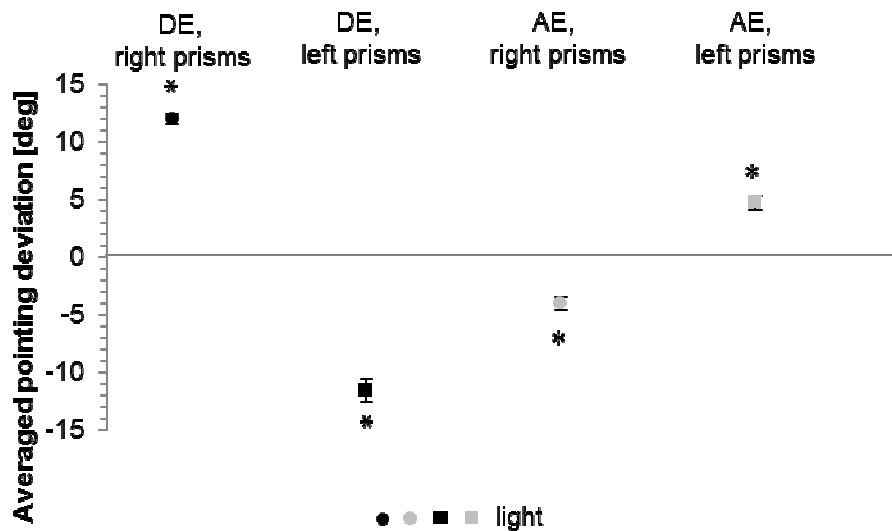


Figure M3.7. Direct effect & aftereffect. Black dots (right-shifting prisms) or squares (left-shifting prisms) show the averaged direct effects and grey dots (right-shifting prisms) or squares (left-shifting prisms) the averaged aftereffects in the bright conditions. Error bars denote SEs. Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$).

Aftereffects (AE) under bright conditions were significant for both prisms (right: $M = -4.03^\circ$, $SE = 0.56$, $t = -7.18$, $p = 0.000$; left: $M = 4.68^\circ$, $SE = 0.59$, $t = 7.91$, $p = 0.000$; one-sided t-test against zero) in the direction opposite to the prismatic shift. The aftereffect in the bright room was only 28% for the right prisms and 32% for the left prisms (Figure M3.7; Tables M3.S18 & M3.S19).

13.4.3.2 ADAPTIVE COMPONENTS

Figure M3.8 shows subjective head (HS), eye (VS) and arm straight ahead position (PS) as well as the subjective auditory shifts (AnP, AP) measured in the light. Results of the right-shifting prisms did not differ significantly from the inverted left ones (Table M3.S20; two-sided t-test for paired samples). Therefore, we decided to combine the results of both prisms orientations (mean of right and left prisms).

The subjective head straight ahead position ($M = 2.83^\circ$, $SE = 0.96$; $t = 2.94$; $p = 0.004$; one-sided t-test against zero) significantly differed from the straight in the direction of the prismatic shift. The same was true for the subjective visual straight ahead ($M = 1.72^\circ$, $SE = 0.67$; $t = 2.59$; $p = 0.008$). The subjective proprioceptive auditory straight ahead ($M = -2.97^\circ$, $SE = 1.05$; $t = -2.84$; $p = 0.005$; averaged results of all seven targets, without pointing) resulted in a significant effect opposite to the prismatic shift. However, the subjective proprioceptive straight ahead ($M = -1.29^\circ$, $SE = 0.76$, $t = -1.70$, $p = 0.052$) indicated a trend in the same direction. The subjective non-proprioceptive auditory straight ahead ($M = 0.88^\circ$, $SE = 0.76$; averaged results of all seven targets, with pointing), did not differ significantly (Figure M3.8; Tables M3.S21 & M3.S22).

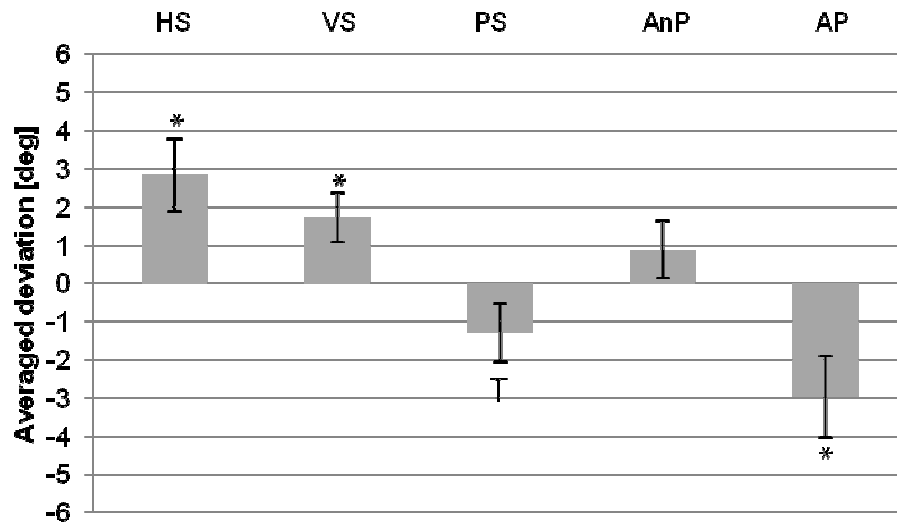


Figure M3.8. Adaptive components after prism adaptation (first posttest). Mean results of the right- and left-shifting prisms. Bars indicate the averaged results for the adaptive components (HS, VS, PS, AnP, AP), error bars indicate SEs. Asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$), Ts indicate trends ($p < 0.1$).

The subjective proprioceptive auditory straight ahead did not differ significantly from the subjective proprioceptive straight ahead, and neither for the subjective non-propriceptive auditory straight ahead versus the subjective visual straight ahead (two-sided t-test for paired samples; Tables M3.S23 & M3.S24).

13.4.3.3 SEVEN DEGREES VERSUS FOUR DEGREES

Results for auditory sources presented at an interval of 4° differed significantly from those for an interval of 7° for the direct effect for right prisms ($t = -3.22$, $p = 0.005$; two-sided t-test for unpaired samples). However, the direct effect for left-shifting prisms as well as both aftereffects indicated no differences (Table M3.S25). Only the subjective non-propriceptive auditory straight ahead using the left-shifting prisms yielded significant differences ($t = -2.55$, $p = 0.022$), all other adaptive components for both prisms did not show significant results (Table M3.S26).

13.5 DISCUSSION

We investigated whether or not prism adaptation, that is a realignment between the visual world and proprioception of the arm/hand system influences the acoustic localization of objects. In a seminal article, Harris (1965) listed 4 basic ways how the human nervous system could adapt to the shift induced by prisms. Among these were a conscious cognitive correction of one's hand movements, altered arm-propriception, altered motor programs and altered perception. For both the motor programs and the perception he identified two possibilities: a purely visual type of adaptation or else a shift in the representation of extrapersonal space that would include

the acoustic domain. The visual and acoustic domains certainly are closely connected to each other as we know not only from looking at a ventriloquist.

To discriminate between these two basic possibilities – change of only visual senso-motor coupling versus visuo-acoustic-motor coupling, we performed three experiments. In the first two experiments, participants adapted to right-shifting or left-shifting prisms while sitting in the dark (Experiment 1) or else with room lights switched on (Experiment 2). We found larger direct effects in the dark than in the light, in line with earlier results (Pochopien & Fahle, 2015), and significant aftereffects. Adaptation also produced a significant change in the felt position of the arm (in the direction opposite to the optical shift) and a change of similar size when participants had to indicate the position of the acoustic source by pointing in the corresponding direction. These two aftereffects, however, did not differ significantly. Hence, we conclude that the change in arm proprioception is sufficient to explain why participants mispointed when indicating the direction of the acoustic source. No change in the acoustic map is necessary.

This conclusion is further corroborated by the fact that we did not find a consistent shift of the perceived auditory direction when observers had to indicate, by pushing a button, whether a sound came from the right or from the left. In this task, arm position and its adaptation did not have an influence on the direction indicated. In the dark, this measurement does show a significant difference in direction opposite to the prismatic shift, i.e. an aftereffect. But in the light condition, the direction of this ‘aftereffect’ reverses direction. Hence, when the results of the non-proprioceptive auditory localization are combined, no (significant) indications for a shift of the auditory map result. We attribute this difference between the dark and bright conditions on different head positions after adaptation under the two different conditions.

From a previous study (Pochopien, Spang, Stemmler & Fahle, submitted) we know that observers turn their head in the direction of the prismatic shift without being aware of this head rotation. In this way, they decrease the perceived displacement caused by the prism and their pointing movements deviate from target far less than to be expected by the power of the prisms. This immediate (compensation) effect is much larger under bright conditions than in the dark. Rotating the head subconsciously, with a significant shift in the direction of the subjective straight ahead position not only changes the subjective visual straight ahead, but by the same amount it changes the subjective auditory straight ahead.

It is reassuring that in Figure M3.6 the shift for the non-proprioceptive auditory shift was in the same direction as the visual shift for the light condition (and that the two not differ significantly from each other). In the dark condition, visual straight ahead was virtually unchanged (as in previous experiments: Pochopien & Fahle, 2015; Pochopien, Spang, Stemmler & Fahle, submitted) so we did not expect any effect.

We decided to further investigate the influence of the head rotation in the third experiment. Again, we found significant direct effects and aftereffects. Unfortunately, head rotation after

prism adaptation failed to reach significance for the right-shifting prisms. Both for right- and left-shifting prisms, the non-proprioceptive auditory straight ahead deviated from objective straight ahead in the same direction as the visual straight ahead, through the variance was unfortunately very high. Luckily, the non-proprioceptive auditory straight ahead deviated in the direction opposite to the proprioceptive auditory straight ahead, arguing against a change in the acoustic map. Combining the results for both prism orientations lead to significant adaptations for head rotation and subjective visual straight ahead as well as a trend for proprioceptive straight ahead, while not for non-proprioceptive auditory straight ahead. The significant effect on proprioceptive auditory straight ahead is in the order of proprioceptive straight ahead. Hence, in spite of the high variance of results typical for experiments on prism adaptation, we can safely conclude that prism adaptation does not generalize to the acoustic map, but that apparent generalization of adaptation from the visual to the acoustic domain is caused by subconscious adaptations of head rotation and arm/hand proprioception.

13.6 SUPPLEMENTARY MATERIAL

13.6.1 EXPERIMENT 1: AUDITORY LOCALIZATION DURING ADAPTATION IN THE DARK

Table M3.S1. Experimental conditions.

Block	Condition	Task	No. of PM	No. of P	Target	Arm	Feedback	Prisms	CR	Light
Right Prisms	Baseline	B	30	-	0°	right	yes	no	yes	no
		ANP	70 /10 per target	-	·21°,·14°,7°,0°,7°,14°,21°	-	no	no	yes	no
	Pretest	VS	-	5	-	-	no	no	yes	no
		PS	5	-	-	right	no	no	yes	no
		AP	35 /5 per target	-	·21°,·14°,7°,0°,7°,14°,21°	right	no	no	yes	no
	Adaptation	AD	30	-	0°	right	yes	right	yes	no
	Posttest 1				see Pretest					
	Readaptation	READ	30	-	0°	right	yes	no	yes	no
	Posttest 2				see Pretest					
	Baseline	B	30	-	0°	right	yes	no	yes	no
Left Prisms		ANP	70 /10 per target	-	·21°,·14°,7°,0°,7°,14°,21°	-	no	no	yes	no
	Pretest	VS	-	5	-	-	no	no	yes	no
		PS	5	-	-	right	no	no	yes	no
		AP	35 /5 per target	-	·21°,·14°,7°,0°,7°,14°,21°	right	no	no	yes	no
	Adaptation	AD	30	-	0°	right	yes	left	yes	no
	Posttest 1				see Pretest					
	Readaptation	READ	30	-	0°	right	yes	no	yes	no
	Posttest 2				see Pretest					

Note: No. of PM: number of movements; No. of P: number of pictures; CR: chin rest; Prisms: prism orientation; ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead ; B: baseline; AD: adaptation; READ: readaptation.

Table M3.S2. Results of the direct effect resp. aftereffect, during adaptation resp. readaptation in dark laboratory.

Conditions	Effect [°]	SE [°]	Effect [%]	SE [%]
DE, dark, right	11.67	1.24	82	9
DE, dark, left	-10.47	1.11	-72	8
AE, dark, right	-3.36	0.49	-24	3
AE, dark, left	3.81	0.49	26	3

Note: DE: direct effect; AE: aftereffect; Dark: adaptation resp. readaptation in dark laboratory; Right: right prisms, Left: left prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M3.S3. Statistical comparison of the direct effect resp. aftereffect, during adaptation resp. readaptation in dark laboratory. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
DE, dark, right	9.41	0.000*
DE, dark, left	-9.45	0.000*
AE, dark, right	-6.84	0.000*
AE, dark, left	7.79	0.000*

Note: DE: direct effect; AE: aftereffect; Dark: adaptation resp. readaptation in dark laboratory; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S4. Results of the adaptive components (ANP, VS, PS, AP), after adaptation in dark laboratory.

Conditions	Effect [°]	SE [°]	Effect [%]	SE [%]
ANP, dark, Post 1, right	-1.85	0.96	-13	7
VS, dark, Post 1, right	-0.54	0.78	-4	5
PS, dark, Post 1, right	-3.77	0.93	-27	7
AP, dark, Post 1, right	-2.63	0.65	-19	5
ANP, dark, Post 1, left	2.16	0.91	15	6
VS, dark, Post 1, left	-0.91	0.77	-6	5
PS, dark, Post 1, left	1.49	0.60	10	4
AP, dark, Post 1, left	1.44	0.95	10	7

Note: ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeaker); Dark: adaptation in dark laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M3.S5. Statistical comparison of the adaptive components (ANP, VS, PS, AP), after adaptation in dark laboratory. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
ANP, dark, Post 1, right	-1.93	0.035*
VS, dark, Post 1, right	-0.69	0.250
PS, dark, Post 1, right	-4.07	0.001*
AP, dark, Post 1, right	-4.02	0.001*
ANP, dark, Post 1, left	2.37	0.014*
VS, dark, Post 1, left	-1.19	0.127
PS, dark, Post 1, left	2.50	0.011*
AP, dark, Post 1, left	1.51	0.074 ^T

Note: ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeaker); Dark: adaptation in dark laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S6. Statistical comparison of AP vs. PS within subgroups (for Post 1 vs. Post 1), after adaptation in dark laboratory. Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	t-value	p-value
AP vs. PS, dark, Post 1, right	0.91	0.376
AP vs. PS, dark, Post 1, left	-0.05	0.964

Note: PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeaker); Dark: adaptation in dark laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S7. Statistical comparison of ANP vs. VS within subgroups (for Post 1 vs. Post 1), after adaptation in dark laboratory. Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	t-value	p-value
ANP vs. VS, dark, Post 1, right	-1.12	0.277
ANP vs. VS, dark, Post 1, left	2.87	0.010*

Note: VS: visual straight ahead; ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead; Dark: adaptation in dark laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

13.6.2 EXPERIMENT 2: AUDITORY LOCALIZATION DURING ADAPTATION IN THE LIGHT

Table M3.S8. Experimental conditions.

Block	Condition	Task	No. of PM	No. of P	Target	Arm	Feedback	Prisms	CR	Light
Right Prisms	Baseline	B	30	-	0°	right	yes	no	yes	yes
		ANP	70 /10 per target	-	-21°,-14°,7°,0°,7°,14°,21°	-	no	no	yes	no
	Pretest	VS	-	5	-	-	no	no	yes	no
		PS	5	-	-	right	no	no	yes	no
		AP	35 /5 per target	-	-21°,-14°,7°,0°,7°,14°,21°	right	no	no	yes	no
	Adaptation	AD	30	-	0°	right	yes	right	yes	yes
	Posttest 1				see Pretest					
	Readaptation	READ	30	-	0°	right	yes	no	yes	yes
	Posttest 2				see Pretest					
	Baseline	B	30	-	0°	right	yes	no	yes	yes
Left Prisms		ANP	70 /10 per target	-	-21°,-14°,7°,0°,7°,14°,21°	-	no	no	yes	no
	Pretest	VS	-	5	-	-	no	no	yes	no
		PS	5	-	-	right	no	no	yes	no
		AP	35 /5 per target	-	-21°,-14°,7°,0°,7°,14°,21°	right	no	no	yes	no
	Adaptation	AD	30	-	0°	right	yes	left	yes	yes
	Posttest 1				see Pretest					
	Readaptation	READ	30	-	0°	right	yes	no	yes	yes
	Posttest 2				see Pretest					

Note: No. of PM: number of movements; No. of P: number of pictures; CR: chin rest; Prisms: prism orientation; ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead; B: baseline; AD: adaptation; READ: readaptation.

Table M3.S9. Results of the direct effect resp. aftereffect, during adaptation resp. readaptation in bright laboratory.

Conditions	Effect [°]	SE [°]	Effect [%]	SE [%]
DE, light, right	9.17	0.79	65	6
DE, light, left	-9.81	1.22	-68	8
AE, light, right	-5.34	1.49	-38	11
AE, light, left	4.37	0.68	30	5

Note: DE: direct effect; AE: aftereffect; Light: adaptation resp. readaptation in bright laboratory; Right: right prisms; Left: left prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M3.S10. Statistical comparison of the direct effect resp. aftereffect, during adaptation resp. readaptation in bright laboratory. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
DE, light, right	11.54	0.000*
DE, light, left	-8.03	0.000*
AE, light, right	-3.58	0.006*
AE, light, left	6.43	0.001*

Note: DE: direct effect; AE: aftereffect; Light: adaptation in bright laboratory; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S11. Results of the adaptive components (ANP, VS, PS, AP), after adaptation in bright laboratory.

Conditions	Effect [°]	SE [°]	Effect [%]	SE [%]
ANP, light, Post 1, right	2.21	2.31	16	16
VS, light, Post 1, right	1.55	1.18	11	8
PS, light, Post 1, right	-2.55	0.87	-18	6
AP, light, Post 1, right	-2.25	0.53	-16	4
ANP, light, Post 1, left	-2.90	0.83	-20	6
VS, light, Post 1, left	-1.18	0.99	-8	7
PS, light, Post 1, left	2.31	0.84	16	6
AP, light, Post 1, left	2.88	1.23	20	8

Note: ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeaker); Light: adaptation in bright laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M3.S12. Statistical comparison of the adaptive components (ANP, VS, PS, AP), after adaptation in bright laboratory. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
ANP, light, Post 1, right	0.96	0.188
VS, light, Post 1, right	1.31	0.119
PS, light, Post 1, right	-2.93	0.013*
AP, light, Post 1, right	-4.22	0.003*
ANP, light, Post 1, left	-3.51	0.007*
VS, light, Post 1, left	-1.19	0.139
PS, light, Post 1, left	2.74	0.017*
AP, light, Post 1, left	2.35	0.029*

Note: ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeaker); Light: adaptation in bright laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S13. Statistical comparison of AP vs. PS within subgroups (for Post 1 vs. Post 1), after adaptation in bright laboratory. Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	t-value	p-value
AP vs. PS, light, Post 1, right	0.45	0.666
AP vs. PS, light, Post 1, left	0.78	0.466

Note: PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeakers); Light: adaptation in bright laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S14. Statistical comparison of ANP vs. VS within subgroups (for Post 1 vs. Post 1), after adaptation in bright laboratory. Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	t-value	p-value
ANP vs. VS, light, Post 1, right	0.31	0.769
ANP vs. VS, light, Post 1, left	-1.30	0.240

Note: VS: visual straight ahead; ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead; Light: adaptation in bright laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S15. Statistical comparison of the dark vs. light condition (between subexperiments), during adaptation resp. readaptation in bright laboratory. Two-sided t-test for unpaired samples.

Conditions	t-value	p-value
DE, dark vs. light, right	1.15	0.260
DE, dark vs. light, left	-0.32	0.749
AE, dark vs. light, right	1.66	0.109
AE, dark vs. light, left	-0.61	0.545

Note: DE: direct effect; AE: aftereffect; Dark: adaptation resp. readaptation in dark laboratory; Light: adaptation resp. readaptation in bright laboratory; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S16. Statistical comparison of the dark vs. light condition (between subexperiments), for the adaptive components (ANP, VS, PS, AP), after adaptation in bright laboratory. Two-sided t-test for unpaired samples.

Conditions	t-value	p-value
ANP, dark vs. light, Post 1, right	-1.93	0.065 ^T
ANP, dark vs. light, Post 1, left	3.11	0.005*
VS, dark vs. light, Post 1, right	-1.39	0.176
VS, dark vs. light, Post 1, left	0.19	0.850
PS, dark vs. light, Post 1, right	-0.73	0.471
PS, dark vs. light, Post 1, left	-0.72	0.478
AP, dark vs. light, Post 1, right	-0.33	0.748
AP, dark vs. light, Post 1, left	-0.82	0.422

Note: ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeaker); Dark: adaptation in dark laboratory; Light: adaptation in bright laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

13.6.3 EXPERIMENT 3: AUDITORY LOCALIZATION DURING ADAPTATION IN THE LIGHT

Table M3.S17. Experimental conditions.

Block	Condition	Task	No. of PM	No. of P	Target	Arm	Feedback	Prisms	CR	Light
Right Prisms	Baseline	B	30	-	0°	right	yes	no	yes	yes
		AP	35/5 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	right	no	no	yes	no
		ANP	70/10 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	-	no	no	yes	no
	Pretest	HS	-	5	-	-	no	no	no	no
		PS	5	-	-	right	no	no	yes	no
		ANP	70/10 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	-	no	no	yes	no
	Adaptation	VS	-	5	-	-	no	no	yes	no
		AD	60	-	0°	right	yes	right	yes	yes
		AP	35/5 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	right	no	right	yes	no
	Posttest 1	ANP	70/10 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	-	no	right	yes	no
		HS	-	5	-	-	no	right	no	no
		PS	5	-	-	right	no	right	yes	no
	Readaptation	ANP	70/10 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	-	no	right	yes	no
		VS	-	5	-	-	no	no	yes	no
		READ	30	-	0°	right	yes	no	yes	yes
Left Prisms	Baseline	B	30	-	0°	right	yes	no	yes	yes
		AP	35/5 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	right	no	no	yes	no
		ANP	70/10 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	-	no	no	yes	no
	Pretest	HS	-	5	-	-	no	no	no	no
		PS	5	-	-	right	no	no	yes	no
		ANP	70/10 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	-	no	no	yes	no
	Adaptation	VS	-	5	-	-	no	no	yes	no
		AD	60	-	0°	right	yes	left	yes	yes
		AP	35/5 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	right	no	left	yes	no
	Posttest 1	ANP	70/10 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	-	no	left	yes	no
		HS	-	5	-	-	no	left	no	no
		PS	5	-	-	right	no	left	yes	no
	Readaptation	ANP	70/10 per target	-	-12°, -8°, -4°, 0°, 4°, 8°, 12°	-	no	left	yes	no
		VS	-	5	-	-	no	no	yes	no
		READ	30	-	0°	right	yes	no	yes	yes

Note: No. of PM: number of movements; No. of P: number of pictures; CR: chin rest; Prisms: prism orientation; ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); HS: head straight ahead; VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead; B: baseline; AD: adaptation; READ: readaptation.

Table M3.S18. Results of the direct effect resp. aftereffect, during adaptation resp. readaptation in bright laboratory.

Conditions	Effect [°]	SE [°]	Effect [%]	SE [%]
DE, light, right	11.92	0.46	84	3
DE, light, left	-11.54	0.79	-80	5
AE, light, right	-4.03	0.56	-28	4
AE, light, left	4.68	0.59	32	4

Note: DE: direct effect; AE: aftereffect; Light: adaptation in bright laboratory; Right: right prisms; Left: left prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table S19. Statistical comparison of the direct effect resp. aftereffect, during adaptation resp. readaptation in bright laboratory. One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
DE, light, right	25.75	0.000*
DE, light, left	-14.57	0.000*
AE, light, right	-7.18	0.000*
AE, light, left	7.91	0.000*

Note: DE: direct effect; AE: aftereffect; Light: adaptation resp. readaptation in bright laboratory; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S20. Statistical comparison of the adaptive components (ANP, HS, VS, PS, AP) between subgroups (right- vs. left-shifting prisms (inverted)), after adaptation in bright laboratory. Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	t-value	p-value
ANP, light, Post 1, right vs. left	0.66	0.528
HS, light, Post 1, right vs. left	-1.30	0.223
VS, light, Post 1, right vs. left	1.34	0.209
PS, light, Post 1, right vs. left	-0.55	0.597
AP, light, Post 1, right vs. left	1.14	0.281

Note: ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); HS: head straight ahead; VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeaker); Light: adaptation in bright laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S21. Results of the adaptive components (ANP, HS, VS, PS, AP), after adaptation in bright laboratory, for mean results of the right- and left-shifting prisms (inverted).

Conditions	Effect [°]	SE [°]	Effect [%]	SE [%]
ANP, light, Post 1, mean right + left	0.88	0.76	5	5
HS, light, Post 1, mean right + left	2.83	0.96	20	7
VS, light, Post 1, mean right + left	1.72	0.67	12	5
PS, light, Post 1, mean right + left	-1.29	0.76	-9	5
AP, light, Post 1, mean right + left	-2.97	1.05	-21	7

Note: ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); HS: head straight ahead; VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeaker); Light: after adaptation in bright laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Positive values imply a deviation in the rightward, negative values a deviation in the leftward direction.

Table M3.S22. Statistical comparison of the adaptive components (ANP, HS, VS, PS, AP), after adaptation in bright laboratory, for mean results of the right- and left-shifting prisms (inverted). One-sided t-test against zero.

Conditions	t-value	p-value
ANP, light, Post 1, mean right + left	1.16	0.131
HS, light, Post 1, mean right + left	2.94	0.004*
VS, light, Post 1, mean right + left	2.59	0.008*
PS, light, Post 1, mean right + left	-1.70	0.052 ^T
AP, light, Post 1, mean right + left	-2.84	0.005*

Note: ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); HS: head straight ahead; VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeaker); Light: after adaptation in bright laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S23. Statistical comparison of AP vs. PS (for Post 1 vs. Post 1), after adaptation in bright laboratory, for mean results of the right- and left-shifting prisms (inverted). Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	t-value	p-value
AP vs. PS, light, Post 1, mean right + left	-1.19	0.248

Note: PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeaker); Light: after adaptation in bright laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S24. Statistical comparison of ANP vs. VS (for Post 1 vs. Post 1), after adaptation in bright laboratory, for mean results of the right- and left-shifting prisms (inverted). Two-sided t-test for paired samples.

Conditions	t-value	p-value
ANP vs. VS, light, Post 1, mean right + left	-0.78	0.446

Note: VS: visual straight ahead; ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead; Light: after adaptation in bright laboratory; Post 1: collected after adaptation task; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S25. Statistical comparison of the direct effect resp. aftereffect between subgroups, between different loudspeaker distances (7° vs. 4°), during adaptation resp. readaptation in bright laboratory. Two-sided t-test for unpaired samples.

Conditions	t-value	p-value
DE, light, right, 7° vs. 4°	-3.22	0.005*
DE, light, left, 7° vs. 4°	1.25	0.230
AE, light, right, 7° vs. 4°	-0.96	0.351
AE, light, left, 7° vs. 4°	-0.33	0.743

Note: DE: direct effect; AE: aftereffect; Light: adaptation resp. readaptation in bright laboratory; 7° : 7° distance between loudspeakers; 4° : 4° distance between loudspeakers; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

Table M3.S26. Statistical comparison of the adaptive components (ANP, VS, PS, AP) between subgroups, between different loudspeaker distances (7° vs. 4°), after adaptation in bright laboratory. Two-sided t-test for unpaired samples.

Conditions	t-value	p-value
ANP, light, Post 1, right, 7° vs. 4°	0.27	0.787
VS, light, Post 1, right, 7° vs. 4°	-0.79	0.439
PS, light, Post 1, right, 7° vs. 4°	-0.53	0.603
AP, light, Post 1, right, 7° vs. 4°	-0.04	0.966
ANP, light, Post 1, left, 7° vs. 4°	-2.55	0.022*
VS, light, Post 1, left, 7° vs. 4°	-0.24	0.813
PS, light, Post 1, left, 7° vs. 4°	0.99	0.336
AP, light, Post 1, left, 7° vs. 4°	-0.44	0.664

Note: ANP: non-proprioceptive auditory straight ahead (2 alternative forced choice); VS: visual straight ahead; PS: proprioceptive straight ahead; AP: proprioceptive auditory straight ahead (mean of 7 loudspeaker); Light: after adaptation in bright laboratory; Post 1: collected after adaptation task; 7° : 7° distance between loudspeakers; 4° : 4° distance between loudspeakers; Right: right prisms; Left: left prisms. Significant differences ($p < 0.05$) are marked with *, trends ($p < 0.1$) are marked with ^T.

LITERATURVERZEICHNIS

- Bach, M. (1996). The freiburg visual acuity test-automatic measurement of visual acuity. *Optometry & Vision Science*, 73(1), 49-53.
- Baraduc, P., & Wolpert, D. M. (2002). Adaptation to a visuomotor shift depends on the starting posture. *Journal of Neurophysiology*, 88(2), 973-981.
- Bedford, F. L. (1995). Constraints on perceptual learning: Objects and dimensions. *Cognition*, 54(3), 253-297.
- Bergmann, M. (red. Leitung) (2003). Schülerduden Biologie - Ein Lexikon für den Biologieunterricht. *Dudenverlag Mannheim, Leipzig, Wien, Zürich*, 5. aktualisierte Auflage.
- Block, H. J., & Bastian, A. J. (2012). Cerebellar involvement in motor but not sensory adaptation. *Neuropsychologia*, 50(8), 1766-1775.
- Bornschlegl, M. A. (2011). Specific aspects in the adaptation of human eye-hand coordination. *Doktor Dissertation*, Universität Bremen.
- Bornschlegl, M. A., Fahle, M., & Redding, G. M. (2012). The role of movement synchronization with an auditory signal in producing prism adaptation. *Perception*, 41(8), 950-962.
- Campbell, N. A., & Reece, J. B. (2003). Nervensysteme. In N. A. Campbell & J. B. Reece (Hrsg.), *Biologie* (1223-1261). *Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg*, Berlin, 6. Auflage.
- Clower, D. M., West, R. A., Lynch, J. C., & Strick, P. L. (2001). The inferior parietal lobule is the target of output from the superior colliculus, hippocampus, and cerebellum. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 21(16), 6283-6291.
- Cohen, M. M. (1967). Continuous versus terminal visual feedback in prism aftereffects. *Perceptual and Motor Skills*, 24(3), 1295-1302.
- Craske, B., & Crawshaw, M. (1978). Spatial discordance is a sufficient condition for oculomotor adaptation to prisms: Eye muscle potentiation need not be a factor. *Perception & Psychophysics*, 23(1), 75-79.
- Crawford, J. D., Medendorp, W. P., & Marotta, J. J. (2004). Spatial transformations for eye-hand coordination. *Journal of Neurophysiology*, 92(1), 10-19.

- Efstathiou, E. (1969). Effects of exposure time and magnitude of prism transform on eye-hand coordination. *Journal of Experimental Psychology*, 81(2), 235-240.
- Fahle, M. (2002). Introduction. In M. Fahle & T. Poggio (Hrsg.), *Perceptual learning* (IX-XX). Cambridge, MA: MIT Press.
- Fahle, M. (2004). Perceptual learning: A case for early selection. *Journal of Vision*, 4(10), 879-890.
- Fahle, M. (2005). Perceptual learning: Specificity versus generalization. *Current Opinion in Neurobiology*, 15(2), 154-160.
- Fahle, M. (2006). Perzeptuelles Lernen. In H. - O. Karnath & P. Thier (Hrsg.), *Neuropsychologie* (617 – 623). Springer Medizin Verlag, 2. aktualisierte und erweiterte Auflage.
- Fahle, M. (2012). Perzeptuelles Lernen. In H. - O. Karnath & P. Thier (Hrsg.), *Kognitive Neurowissenschaften* (79 – 86). Springer Medizin Verlag, 3. aktualisierte und erweiterte Auflage.
- Fernández-Ruiz, J., & Diaz, R. (1999). Prism adaptation and aftereffect: Specifying the properties of a procedural memory system. *Learning & Memory (Cold Spring Harbor, N.Y.)*, 6(1), 47-53.
- Guan, J., & Wade, M. G. (2000). The effect of aging on adaptive eye-hand coordination. *The Journals of Gerontology. Series B, Psychological Sciences and Social Sciences*, 55(3), 151-162.
- Harris, C. S. (1963). Adaptation to displaced vision: Visual, motor, or proprioceptive change? *Science (New York, N.Y.)*, 140, 812-813.
- Harris, C. S. (1965). Perceptual adaptation to inverted, reversed, and displaced vision. *Psychological Review*, 72(6), 419-444.
- Hatada, Y., Rossetti, Y., & Miall, R. C. (2006). Long-lasting aftereffect of a single prism adaptation: Shifts in vision and proprioception are independent. *Experimental Brain Research*, 173(3), 415-424.

- Hashimoto, Y., Honda, T., Matsumura, K., Nakao, M., Soga, K., Katano, K., Yokota, T., Mizusawa, H., Nagao, S., & Ishikawa, K. (2015). Quantitative evaluation of human cerebellum-dependent motor learning through prism adaptation of hand-reaching movement. *PloS One*, 10(3), 1-19.
- Hay, J. C., & Pick Jr, H. L. (1966). Visual and proprioceptive adaptation to optical displacement of the visual stimulus. *Journal of Experimental Psychology*, 71(1), 150-158.
- Helmholtz, H. v. (1867). Handbuch der psychologischen Optik. *Leipzig, Germany: Leopold Voss*.
- Kiesel, A. & Koch, I. (2012). Einleitung. In A. Kiesel & I. Koch (Hrsg.), Lernen – Grundlagen der Lernpsychologie (11 – 17). *Springer Fachmedien Wiesbaden GmbH*, 1. Auflage.
- Kitazawa, S., Kohno, T., & Uka, T. (1995). Effects of delayed visual information on the rate and amount of prism adaptation in the human. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 15(11), 7644-7652.
- Konczak, J. (2006). Motorisches Lernen. In H. - O. Karnath & P. Thier (Hrsg.), Neuropsychologie (624 – 631). *Springer Medizin Verlag*, 2. aktualisierte und erweiterte Auflage.
- Küper, M., Wünnemann, M. J., Thürling, M., Stefanescu, R. M., Maderwald, S., Elles, H. G., Göricke, S., Ladd, M. E., & Timmann, D. (2014). Activation of the cerebellar cortex and the dentate nucleus in a prism adaptation fMRI study. *Human Brain Mapping*, 35(4), 1574-1586.
- Lang, J. (1983). Ein neuer Stereotest [A new stereo test]. *Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde*, 182(05), 373-375.
- Lewald, J. (2012). Auditives Orientieren im Raum und seine Störungen. In H. - O. Karnath & P. Thier (Hrsg.), Kognitive Neurowissenschaften (251 – 262). *Springer Medizin Verlag*, 3. aktualisierte und erweiterte Auflage.
- Martin, T., Keating, J., Goodkin, H., Bastian, A., & Thach, W. (1996). Throwing while looking through prisms. I. Focal olivocerebellar lesions impair adaptation. *Brain: a journal of neurology*, 119(4), 1183-1198.

- Melamed, L. E., Beckett, P. A., & Wallace, B. (1978). The effect of prism strength and response mode on the magnitude of the correction effect in prism viewing. *Perception & Psychophysics*, 23(2), 176-180.
- Melamed, L. E., Wallace, B., Cohen, R. R., & Oakes, S. (1972). Correction effect in visual adaptation as measure of field independence-dependence. *Perceptual and Motor Skills*, 34, 554.
- Meßlinger, K. (2005). Somatoviszerale Sensibilität. In R. Klinke, H.-C. Pape, & S. Silbernagl (Hrsg.), *Physiologie* (627 – 656). Georg Thieme Verlag KG, 5. überarbeitete Auflage.
- Parise, C. V., Spence, C., & Ernst, M. O. (2012). When correlation implies causation in multisensory integration. *Current Biology*, 22(1), 46-49.
- Pochopien, K., & Fahle, M. (2015). How to get the full prism effect. *I-Perception*, 6(4), 1-10.
- Pochopien, K., Spang, K., Stemmler T., & Fahle, M. (in preparation). Why the immediate correction effect of prism adaptation disappears in the dark.
- Pochopien, K., Stemmler, T., Spang, K., Nguielefack, A., & Fahle, M. (2013). Non-linear extrapersonal space: An additional twist in prism adaptation. *Perception ECVF Abstract*, 42, 48.
- Redding, G. M., Clark, S. E., & Wallace, B. (1985). Attention and prism adaptation. *Cognitive Psychology*, 17(1), 1-25.
- Redding, G. M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: A tutorial in theory and method. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 29(3), 431-444.
- Redding, G., & Wallace, B. (1987). Concurrent-to-terminal exposure and components of prism adaptation. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 25. (5), 334-334.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (1988). Components of prism adaptation in terminal and concurrent exposure: Organization of the eye-hand coordination loop. *Perception & Psychophysics*, 44(1), 59-68.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (1990). Effects on prism adaptation of duration and timing of visual feedback during pointing. *Journal of Motor Behavior*, 22(2), 209-224.

- Redding, G. M., & Wallace, B. (1993). Adaptive coordination and alignment of eye and hand. *Journal of Motor Behavior*, 25(2), 75-88.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (1997). Prism adaptation during target pointing from visible and nonvisible starting locations. *Journal of Motor Behavior*, 29(2), 119-130.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (2003). First-trial adaptation to prism exposure. *Journal of Motor Behavior*, 35(3), 229-245.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (2004). First-trial" adaptation" to prism exposure: Artifact of visual capture. *Journal of Motor Behavior*, 36(3), 291-304.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (2006). Generalization of prism adaptation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 32(4), 1006-1022.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (2008). Intermanual transfer of prism adaptation. *Journal of Motor Behavior*, 40(3), 246-262.
- Redding, G. M., & Wallace, B. (2009). Asymmetric visual prism adaptation and intermanual transfer. *Journal of Motor Behavior*, 41(1), 83-94.
- Rock, I., Goldberg, J., & Mack, A. (1966). Immediate correction and adaptation based on viewing a prismatically displaced scene. *Perception & Psychophysics*, 1(5), 351-354.
- Rossetti, Y., Koga, K., & Mano, T. (1993). Prismatic displacement of vision induces transient changes in the timing of eye-hand coordination. *Perception & Psychophysics*, 54(3), 355-364.
- Taub, E., & Goldberg, I. A. (1973). Prism adaptation: Control of intermanual transfer by distribution of practice. *Science (New York, N.Y.)*, 180, 755-757.
- Thach, W. (1998). A role for the cerebellum in learning movement coordination. *Neurobiology of Learning and Memory*, 70(1), 177-188.
- Strzysch, M., & Weiß, J. (red. Leitung) (1997). Der Brockhaus (Buchnr. 044891). *Bertelsmann Club GmbH*.

- Strzysch, M., & Weiß, J. (red. Leitung) (1998). Der Brockhaus (Buchnr. 044966). *Bertelsmann Club GmbH*.
- Wallace, B., Melamed, L. E., & Cohen, R. R. (1973). An analysis of aftereffects in the measurement of the correction effect. *Perception & Psychophysics*, 14(1), 21-23.
- Wallace, B., Melamed, L. E., & Kaplan, C. (1973). Movement and illumination factors in adaptation to prismatic viewing. *Perception & Psychophysics*, 13(2), 164-168.
- Wischhusen, S. (2008). Lernen und Adaptation im visuellen System des Menschen. *Doktor Dissertation*, Universität Bremen.

ANHANG

A. ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

Abbildung TH	Abbildungen im theoretischen Hintergrund (engl. figures in theoretical background)
AE	Nacheffekt (engl. aftereffect)
AP	Propriozeptives auditorisches Geradeaus (engl. proprioceptive auditory straight ahead)
AnP	Nicht-propriozeptives auditorisches Geradeaus (engl. non-proprioceptive auditory straight ahead)
DE	Direkter Effekt (engl. direct effect)
Figure M1	Abbildungen im Manuskript 1 (engl. figures in manuscript 1)
Figure M2	Abbildungen im Manuskript 2 (engl. figures in manuscript 2)
Figure M3	Abbildungen im Manuskript 3 (engl. figures in manuscript 3)
HS	Geradeaus des Kopfes (engl. head straight ahead)
IT	Intermanueller Transfer (engl. intermanual transfer)
M1	Primärer motorischer Cortex (engl. primary motor cortex)
LIP	Laterales intraparietales Areal (engl. lateral intraparietal area)
PM	Prämotorischer Kortex (engl. premotor cortex)
PPC	Posteriorer parietaler Cortex (engl. posterior parietal cortex)
PRR	Parietale Greif Region (engl. parietal reach region)
PS	Propriozeptives Geradeaus (engl. proprioceptive straight ahead)
SMA	Supplementär-motorisches Areal (engl. supplementary motor area)
Table M1	Tabellen im Manuskript 1 (engl. tables in manuscript 1)
Table M2	Tabellen im Manuskript 2 (engl. tables in manuscript 2)
Table M3	Tabellen im Manuskript 3 (engl. tables in manuscript 3)
TS	Totales Geradeaus (engl. total straight ahead)
VS	Visuelles Geradeaus (engl. visual straight ahead)

B. PHYSIKALISCHE EINHEITEN

° = arcdeg	Bogengrad/Schwinkelgrad (engl. arc degree)
cm	Zentimeter (engl. centimeter)
Hz	Hertz; Schwingung pro Sekunde (engl. hertz; oscillation per second)
M	Mittelwert (engl. mean)
mm	Millimeter (engl. millimeters)
SE	Standardfehler (engl. standard error of the mean)
%	Prozent (engl. percent)

C. DANKSAGUNG

Wie die Zeit doch vergeht, das ist wirklich unglaublich. Ich kann mich noch ganz genau daran erinnern, wie ich damals zum ersten Mal in das Institut für Human-Neurobiologie kam, um das Thema für meine Bachelorarbeit zu besprechen. Das Thema welches ich bekam war Prismenadaptation. Ich hätte nie gedacht, dass mich dieses Thema so viele Jahre begleiten würde, da das selbige auch zum Thema meine Masterarbeit wurde. Und nun, Jahre später verteidige ich meine Dissertation. Zu welchem Thema? Ja genau, zum Thema der Prismenadaptation. Für diese schöne, informative und ab und an auch mal stressige Zeit möchte ich mich bei einigen Menschen und natürlich auch bei meinem kleinen Blauauge bedanken.

Allen voran möchte ich mich bei meinem Doktorvater Prof. Dr. Manfred Fahle bedanken. Sowohl für die Betreuung, die Unterstützung und das Vertrauen, das er in mich gesetzt hat. Als auch dafür, dass er mir eines seiner Lieblingsthemen, die Prismenadaptation nähergebracht hat und mir somit die Dissertation am Institut für Human-Neurobiologie, kurz in der AG Fahle, ermöglichte.

Ein weiterer besonderer Dank geht an Prof. Dr. Michael Koch, der sich dazu bereit erklärt hat, mein Zweitgutachter zu werden. Auch wenn es nicht ganz sein Themengebiet ist.

Ein großer Dank geht auch an die weiteren Mitglieder meines Prüfungsausschusses: Prof. Dr. Ursula Dicke, Dr. Stephanie Rosemann, Dr. Margarethe Korsch und Caleb Warth.

Stephanie Rosemann, ich danke dir herzlichst für die lustige Zeit in unserer kleinen Arbeitsgruppe. Ich erinnere mich gerne zurück an unsere gemeinsamen Kaffeepausen und das legendäre Planen unseres Bürostuhlrennens.

Bedanken möchte ich mich weiterhin bei allen aktiven, aber auch ausgeschiedenen Mitgliedern der AG Fahle, die mich während der ganzen Zeit unterstützt haben: Susanne Hartfiel, Manuela Jagemann, Dr. Karoline Spang, Dr. Torsten Stemmler und Dennis Trenner.

Vielen lieben dank auch meinen Bachelorstudenten: Sophie Gérard, Anna Stumpf, Jana Krause, Lina Eilers, Caleb Warth, Robin Neumann und auch meinem inoffiziellen Bachelorstudenten Antoine Nguelefack. Dank gilt auch den Masterstudenten der „Advanced Studies“, die ich im Laufe der Jahre betreut habe.

Ein ganz großer Dank geht an die vielen freiwilligen Versuchspersonen, die sich dazu bereit erklärten (oder im Falle meines Ehemannes gezwungen wurden) an meinen Experimenten teilzunehmen und die es mir dadurch erst ermöglichten diese Dissertation zu schreiben.

Meiner Familie gebührt ein ganz, ganz, ganz großer Dank, allem voran meinen Eltern Jolanta Pochopien und Rolf Lauerwald, sowie meiner lieben Oma Gabriela Bednorz!!! Wie zu Zeiten meines Bachelors und Masters, so auch während meines Doktors wart Ihr für mich da. Ihr habt mich die ganzen Jahre unterstützt, immer an mich geglaubt und mich aufgebaut wenn ich verzweifelt war. Ich hab euch sehr lieb!

Dank gilt auch an meinen verstorbenen Papa Andrzej Pochopien und meinen Opa Edmund Bednorz für alles was Sie mir beigebracht und ermöglicht habt. Ich hab euch sehr lieb!

Ein ganz liebes Dankeschön geht natürlich auch an meinen Ehemann André Calko, den ich zu Beginn meiner Doktorzeit kennen und lieben lernte. Du hast mich immer unterstützt und es immer wieder geschafft mich von Problemen und Stress abzulenken. Ich liebe dich, mein Schatz!!!

Zum Schluss, möchte ich mich auch bei meinem kleinen Blauauge Baby, in Form von viel Trockenfleisch und viel Kuscheln, bedanken. Man sagt ja gerne „Never change a winning team“, das haben wir die ganzen Jahre so beibehalten, auch wenn du nun eine kleine alte Hundedame bist, wir sind ein gutes Team. Du hast mit mir zusammen für mein Abitur, für alle Bachelor- und Masterprüfungen gelernt, sowie mit mir zusammen meine Bachelor- und Masterarbeit und nun auch meine Dissertation geschrieben. Dir gehören all die Abschlüsse ebenso wie mir. Ohne dich wäre diese Zeit sehr langweilig gewesen. Deine Anwesenheit an meiner Seite (die meiste Zeit davon schnarchend), auf meine Büchern, Blocks, Papern oder Laptop liegend oder auch auf deiner Lieblingsstelle, auf mir drauf, sowie das zum Spielen animieren war in dieser Zeit immer sehr hilfreich und abwechslungsreich. Ein Blick mit deinen schönen blauen Augen und alle Probleme waren vergessen. Du hast mich immer auf nette Gedanken gebracht, meine kleine Schnarchnase, mein Fusselchen!

Mein Kolibrigrüner ich denke an dich!

D. EIGENSTÄNDIGKEITSERKLÄRUNG

Hiermit erkläre ich, dass ich die Doktorarbeit mit dem Titel: „**Grundlagen der Prismenadaptation beim Menschen**“ selbstständig verfasst und geschrieben habe und außer den angegebenen Quellen keine weiteren Hilfsmittel verwendet habe.

Ebenfalls erkläre ich hiermit, dass es sich bei den von mir abgegebenen Arbeiten um drei identische Exemplare handelt.

Ort, Datum

Klaudia Pochopien

